



TITLE:

訪花昆虫群集に関する送粉生態学的研究 - 花蜜分泌様式と昆虫間競争からみた群集構成(Dissertation_全文)

AUTHOR(S):

角谷, 岳彦

CITATION:

角谷, 岳彦. 訪花昆虫群集に関する送粉生態学的研究 - 花蜜分泌様式と昆虫間競争からみた群集構成. 京都大学, 1994, 博士(農学)

ISSUE DATE:

1994-07-23

URL:

<https://doi.org/10.11501/3096539>

RIGHT:

訪花昆虫群集に関する送粉生態学的研究
—花蜜分泌様式と昆虫間競争からみた群集構成—

角谷岳彦

1994

第1章 序論.....	1
第2章 同一地域内の植物別訪花昆虫群集に関する統計的解析.....	6
2-1. はじめに.....	6
2-2. 芦生の原生林における訪花昆虫群集.....	8
2-3. 京都大学構内の訪花昆虫群集.....	57
2-4. 考察.....	96
第3章 植物の送粉者利用と花蜜分泌様式.....	106
3-1. はじめに.....	106
3-2. マルハナバチが送粉しないヤブガラシ.....	108
3-3. トラマルハナバチが1種で送粉するツリフネソウ.....	135
3-4. 複数種のマルハナバチが送粉するトチノキ.....	149
3-5. 複数種が送粉するヒラドツツジ.....	180
3-6. まとめ.....	197
第4章 花蜜をめぐる訪花昆虫間の競争モデル.....	199
4-1. はじめに.....	199
4-2. モデルの前提と一般式.....	200
4-3. 花蜜分泌速度一定の場合の平衡解.....	202
4-4. 考察.....	211
第5章 総合考察.....	216
要約.....	220
謝 辞.....	223
参考文献.....	224

第1章 序論

顕花植物の一部は、生殖上、昆虫による送粉が不可欠な虫媒花である。一口に虫媒花といっても、多くの種類の昆虫が訪れる花もあれば、ごく限られた種類の昆虫しか訪れない花もある。花の種類によって、あるいは、時刻や地域によって、ひとつの花を訪れている昆虫群集の種構成は、実に多様である。昆虫の群集構成がどのように決定しているのかは、昆虫生態学の重要な基礎課題である。一般には、種間の競争関係、捕食者との関係、寄主との関係などで決まっていると考えられている (MacArthur, 1972; Diamond, 1975; Strong, 1983他)。資源をめぐる種間競争によって、群集が平衡状態に達しているという考え方は、理論的には単純で美しい。しかし、近年、多くの食植性昆虫群集では各昆虫個体群の資源あたりの密度が、競争が問題になるレベルよりもはるかに低く、群集が平衡状態に達しているかどうか疑問視されつつある (Price, 1984他)。ところが、訪花昆虫の場合は普通の食植性昆虫の場合とは若干事情が異なる。虫媒花は送粉者を誘引するため、あるものは本来の生殖には無関係な花蜜を分泌し、また、あるものは花粉を生殖に必要な以上に生産する。このように、訪花昆虫が利用している花蜜や花粉は、植物の側が利用してもらうために生産しているものであり、現実にはそのほとんどが利用される。また、花蜜や花粉をあまりに過剰に生産すれば、ひとつの花で送粉者が満腹になり他の花にいかないためにうまく他家受粉ができない危険性が高い。したがって、花の側は花粉や花蜜をちょうど利用されつくされるぎりぎりの量だけ生産し、昆虫の側はこれをめぐって競争をしている可能性が高い。そこで本論文では、訪花昆虫群集は、至近的には、吸蜜性昆虫や食花粉性昆虫の餌資源をめぐる競争と花上の餌資源の存在様式で群集構成が規定され、花上の餌資源の存在様式は、究極的には植物の送粉戦略と昆虫の採餌戦略の共進化によって決まっているとの作業仮説に基づいて研究を進める。

植物の送粉戦略に関わる形質が適応度におよぼす影響を扱う生態学を

送粉生態学というが、この分野は、進化生態学の基礎として重要であるとともに（Procter, 1978; Feinsinger, 1983）、応用上も、作物の受粉・結実を管理するための基礎理論づくりに不可欠である（Holm, 1966; Martin & McGregor, 1973; James *et al.*, 1983; Kakutani *et al.*, 1993）。

植物が送粉者に花粉を運搬してもらうためには、まず送粉者を花に誘引しなければならない。適当な報酬をあたえることなく、色や香りなどの宣伝だけで送粉者を誘引しつづけることは、多くの場合困難である。まったく報酬のえられない花は送粉者に見捨てられることが多い。それゆえ、動物媒花の大半は、なんらかの報酬を送粉者に提供する。すでに述べたように、花蜜を分泌する植物もあれば、花粉を過剰に生産する植物もある。送粉者の側は、植物の提供するこうした報酬を利用するために訪花している。植物が報酬を提供するパターンと送粉者がそれを利用するパターンを定量的に研究することは、送粉生態学の立場からも興味深いテーマのひとつである。すなわち、報酬提供という形質が、送粉者誘引との関係でどのように自身の適応度に影響するかは興味深い問題である。本論文では特に花蜜に注目して、この問題を扱うとともに、餌資源としての花蜜をめぐる競争で訪花昆虫群集の構成を考えることにする。花粉ではなく、花蜜に注目した理由は後ほど述べる（3-1）。

群集生態学の用語は立場によってその意味するところが微妙に異なる。そこで、本論に入る前に、群集生態学の用語を簡単に整理しておくことにする。一般に、群集（community）とは、複数種の個体群の集まりで、個体群（population）とは同一地域内の1種の集団である。特定の分類群に属する種からなる個体群の集まりを群集と呼ぶこともあれば（ハナバチ群集、膜翅目群集、昆虫群集など）、同じような餌を利用している個体群の集まりを群集と呼ぶこともある（植食者群集、訪花者群集など）。「同じような餌を利用する」というような生態的特性の共通部分をもつ種どうしは、その生態的地位（niche）が重なっていると考えられる。通常、生態的地位は複数の要因から決定されるため、それぞれの種の生態的地位は多次元空

間上にある位置をしめる多次元立体として捕らえることができる (Elton, 1927; Hutchinson, 1959)。同じ生態的地位をしめる種が互いに競争的に排除するため、同じような生態的地位をしめる種が限定された種の組み合わせに飽和しているような場合、その群集構造は競争に規定された平衡状態になっているといえる (May, 1975)。このような状況下で、同じような生態的地位を占めている種の個体群からなる群集を「ギルド (guild)」と呼ぶ。この仮定の元では、群集構造は年次を越えて比較的安定であるため、複数年にわたる群集調査において、同じような生態的特質をもつ種を適当にまとめることで、ギルドの構成が見えてくるはずである。

たとえば、ギルド構造を前提としたHutchinson (1959) のモデルからすれば、同所的な蜜資源を利用しているマルハナバチ類の舌の長さが1.3倍以上には近づかないことが予測される。現実には、いくつかの地域でマルハナバチの舌の長さの比が、ちょうど1.3倍になっていることが確認されている (Inouye, 1977)。しかし、すべての地域でこれが成り立つわけではない。また、マルハナバチ以外に多種の吸蜜昆虫が存在する地域では、そもそも、マルハナバチ属内部の種間の競争がどれほど重要かも疑問である。

訪花昆虫群集の構成を考える場合、虫媒花をつける植物群集の構成を無視することはできない。昆虫群集の構成についての場合と同様に、植物群集の構成についても、いくつかの考え方の異なる立場がありうる。花間の競争に注目すれば、「地域内に咲く花が送粉者をめぐって、排他的に競争し、特定の送粉者群に送粉される植物ギルドに属する花が季節的に咲き分けている」と考えることができる (Pleasants, 1980など)。植物間の競争要因だけを考えても、送粉者をめぐる競争以外に、種子散布者をめぐる競争や、光合成のための種間競争があり、植物群集の構成には植物間競争以外にも、食植者の影響や土壌などの物理的要因が重要になる場合も考えうる。しかし、虫媒性植物にとって、送粉者が自分と同種の花に花粉を運ばずに、他種の花へと訪花してしまうことは、かなり都合の悪いことであると思われる。とりあえずは、本論文では送粉者をめぐる花間の競争が上

記のように虫媒花群集を規定するものと仮定する。

ロッキー山脈でマルハナバチに送粉されている植物は、訪花する主たるマルハナバチの種類によって、各地域ごとに2、3の植物ギルドに分割することができ、各植物ギルド内では送粉者をめぐる排他的な競争があつて、基本的には開花時期をずらすことでこの競争を回避していることが調べられている (Pleasants, 1980)。また、おなじく、ロッキー山脈での調査では、各種植物上での吸蜜昆虫ギルド内に花蜜をめぐる競争があつて、個々の花でのマルハナバチ数は花蜜資源による制約を強く受けていることが調べられている (Pleasants, 1981)。すなわち、基本的には同所的、同時的には、1種の花をもつばら1種のマルハナバチが訪花する。1種の花の開花期間がマルハナバチの活動期間よりも短いため、それぞれの種のマルハナバチに送粉される、言い換えれば、それぞれの種のマルハナバチが他種のマルハナバチを競争的に排除した結果、寡占的に訪花している花をさかせる植物ギルドが、その地域のマルハナバチの種数に応じて存在し、それぞれの植物ギルド内の花は開花期を違えつつ、次々に開花していることになる。北米の山岳地帯のように訪花昆虫群集がほとんどマルハナバチ類のみで形成される場合、複雑な統計処理をおこなうまでもなく、植物ギルドの構造も、昆虫ギルドの構造（現実には、それぞれの吸蜜昆虫ギルドは1種のマルハナバチを主体とする）も見えてくるが、日本の中緯度帯の原生林における訪花昆虫群集は、きわめて多種を含み、その群集構造をみるために、多変量解析の手法を応用したかなりの工夫が必要である（第2章参照）。

花と訪花昆虫の進化的関係を考える場合、いうまでもなく、共進化の概念が有効である。共進化とは、「種1の形質が別の種2の形質に反応して進化し、同時に種2の形質も種1の形質に反応して進化する」ような状況を指す (Janzen, 1980)。上記のロッキー山脈の例では個々の種のマルハナバチと、そのマルハナバチに送粉される植物ギルドとの共進化を考えることによって、進化的解釈がおこなえるであろう。花と昆虫との共進化

を考えると、しばしば、イチジクコバチとイチジクのような1種対1種の共進化が強調されるが、現実には、ギルド対種の共進化やギルド対ギルドの共進化の方といった関係の方が多くに思える (Hunter et al., 1992 参照)。

本論文では、まず、日本における野外の訪花昆虫群集の実態を明らかにするため、花の種別、ないしは科別にみた訪花昆虫群集間の類似性に着目して、群集解析を統計的手法を用いておこなった (第2章)。さらに、吸蜜性昆虫と花蜜に着目して、餌資源としての花蜜の存在様式と吸蜜性昆虫の花蜜利用様式を送粉者利用のタイプが異なる4種の植物で詳細に野外調査した (第3章)。その際、送粉者と盗蜜者を可能なかぎり区別し、花蜜分泌という形質を変化させた場合の進化的考察が可能なようにした。すなわち、花蜜の分泌時期や分泌場所を変化させた場合に、訪花昆虫群集がどのように変化し、その結果として植物の送粉効率がどのように変化し、植物自身の適応度がどう変化するかを考察できるようにした。最後に、花蜜をめぐる競争に関する数理モデルを作成 (第4章) した後、総合的に考察した (第5章)。

なお、本論文でいう「訪花昆虫」は文字どおり花を訪れる昆虫すべての総称である。この中には、花蜜や花粉を利用するために訪花する吸蜜者や食花粉者などのいわゆる「訪花性昆虫」と、これらを捕食するために訪花する捕食者が両方含まれている。訪花性昆虫の中には花蜜と花粉の両方をひとつの花からとるものもある。また、植物の側からみると訪花昆虫の中には、花粉を運んでくれる送粉者と、花粉を運ばずに花蜜や花粉を利用する盗蜜者や盗花粉者などの送粉者の競争者と、これら全体の捕食者が含まれる。

第2章 同一地域内の植物別訪花昆虫群集に関する統計的解析

2-1. はじめに

群集構成がどのように決定されているかを論じるには、現実の群集構成のパターンを認識することが、必要である。前章で述べた訪花昆虫群集の決定機構に関する作業仮説が正しいならば、ひとつの地域を考えた場合、そこに生息する訪花昆虫群集と虫媒性植物群集の間には、共進化によって成立した安定な相互作用系が存在するはずである。したがって、地域内に咲くすべての種類の花でその訪花昆虫の群集構成を長期間調べることであれば、群集レベルの共進化系の実態を知る上では理想的である。

一般に、訪花昆虫群集を調査することは、共進化系の実態を知る上で重要であるとともに、送粉者をめぐる花間の競争関係や、花上の資源をめぐる訪花昆虫間の競争関係を知るためにも、不可欠な基礎調査であると考えられている (Waser & Real, 1979; Kevan & Baker, 1983; Feinsinger, 1987)。こうした調査を進める上では、以下の4点が満たされることが望ましいと言われている：①定量的な調査を定期的におこなうこと (Sakagami & Matsumura, 1967)、②共進化関係が見だしやすい原生植生で調査すること (Heinrich, 1976a)、③全ての植物種と訪花昆虫種が種ごとに区別され、同定されること、④長期間にわたり群集が調査されること (Herrera, 1988)。これらが満たされることによって、訪花昆虫群集と虫媒性植物群集の相互作用系の実態が明らかになるといえよう。

しかし、定量的な調査を定期的に原生林内でおこなうことも、多種類の植物と昆虫を分類・同定する作業も、困難なため、こうした調査はその重要性の割には、あまりおこなわれてこなかった。昆虫と植物というこれまで異なる学問領域の研究対象となっていた生物が関わることもこうした調査があまりおこなわれていない一因であろう。過去、幾人かの植物学者が、特定の生育形態（高木、つる植物、1年草など）の植物に着目して、その開花の季節変化を訪花昆虫との関係を含めて調査してきた (Bawa,

1983; Kochmer & Handel, 1986; Yumoto, 1986, 1987 他)。しかし、こうした研究の多くは昆虫の分類や生態に関する分析に不完全な部分が残る。一方、多くの昆虫学者がミツバチ上科（＝ハナバチ類）など特定の分類群の訪花昆虫に着目して、その地域群集を調査してきた（Heithaus, 1979; Ikudome, 1978; Matsuura, *et al.*, 1974; Moldenke, 1976; Sakagami, 1967; Sakagami & Fukuda, 1973; Yamauchi *et al.*, 1974他）。しかし、こうした研究の多くは、植物種ごとの訪花昆虫群集を明瞭には区別していなかったり、着目してる分類群以外の訪花昆虫を完全に無視していたりして、植物との相互作用系としての訪花昆虫群集を語る上では不完全である。

また、原生林内で調査することの重要性は概念的には古くから強調されているものの、現実に原生林内の群集を攪乱地の群集と比較して、その重要性を論じた研究は少ない。

私は、加藤真、井上民二らとともに、京都府下の3つの地域、芦生、貴船、京都大学構内で、訪花昆虫群集と虫媒性植物群集の相互作用系の実態を調べるための調査をした。芦生の京都大学芦生演習林はブナの原生林を主体とした冷涼な原生植生である（Kato *et al.*, 1990）。貴船は、京都市左京区の北部にあり、中程度の人的攪乱を受けた地域である（Inoue *et al.*, 1990）。京都大学は京都市左京区の市街部にあり、隣接する吉田山には自然植生も残るものの大学構内の植物園や演習林本部試験地内に人工的に栽培されている花がこの地域の訪花昆虫の主要な餌である（Kakutani *et al.*, 1990）。

本章では、3つの地域のうち、もっとも原生状態がよく保たれている芦生ともっとも人的攪乱の大きい京大構内についての調査結果を示し、その訪花昆虫群集の構成を統計的手法を用いて解析する。このことによって、京都の原生状態における訪花昆虫群集の構成の実態を植物との相互作用系として解析するとともに、原生状態での調査の重要性を明らかにすることにする。統計的手法としては、クラスター分析と正準判別分析を併用する。

2-2. 芦生の原生林における訪花昆虫群集

2-2-1. 訪花昆虫相と虫媒花相

(1) 調査地・方法

調査をおこなったのは京都大学芦生演習林の長治谷から上谷にかけての沢沿いである（図2-1）。芦生は京都府の北東、美山町にあり、福井県、滋賀県、京都府の境の京都府側に位置する。芦生演習林の森林面積は約4000haで、このうち1800ha近くは原生林である。これは和歌山県の大台ケ原とならぶ西日本最大級の原生林である。

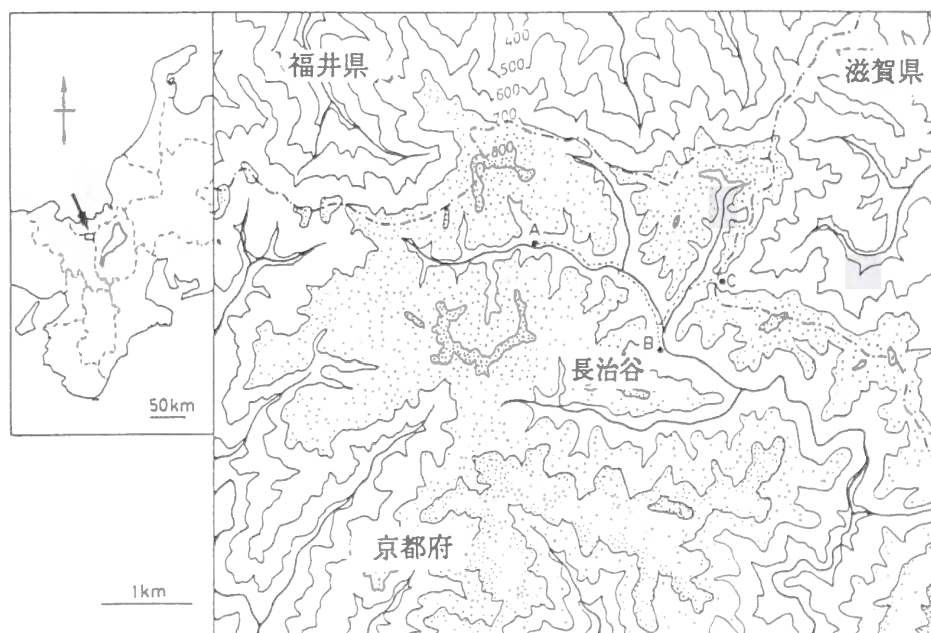


図2-1. 調査地の地図。調査地、芦生は京都府の北東に位置する(左図)。地点Aから地点B(長治谷)に至る沢沿い(上谷)の歩道と地点Bから地点C(地蔵峠)に至る沢沿い(枕谷)の歩道(右図の破線)を調査コースと定め、調査コース沿いの全開花植物で訪花昆虫を採集した。

芦生原生林の基本植生はいわゆるブナ林で、ブナ (*Fagus crenata*) を主

体とした林の中にコナラ類 (*Quercus* spp.) やスギ (*Chryptomeria japonica*) が混在し、沢沿いにはトチノキ (*Aesculus turbinata*) やサワグルミ (*Pterocarya rhoifolia*) が生える (図 2-2)。林内の維管束植物は 880 種で、うち、780 種が被子植物である (Okamoto, 1941; Watanabe, 1960)。虫媒花と風媒花を厳密に区別した調査はおこなわれていない。また、訪花昆虫相に関する調査は、ここに示す調査がはじめてである (Kato *et al.*, 1990)。



図 2-2. 調査地、芦生の長治谷 (図 2-1 地点 B) から北東方向を見た写真。
ブナを主体とした林にミズナラやスギが混在し、沢沿いにはトチノキなどが生える。

芦生は、その緯度 (北緯 $35^{\circ}20'$) や標高 (620-959m) の割には北方系の植生を多く含んでいる。これは、冬季に雪が多く、年間を通して比較的冷涼な気候条件のためである (図 2-3、Kyoto Univ. Reserch Forest,

1987)。積雪は12月～3月にわたり、2 m以上にも達する。年間降水量は1869mmに達し、春から初夏にかけてと、9月には月の内、14日以上が雨である。8月は比較的晴天日が多いが、京大構内の演習林本部試験地に比べると6℃ほど気温が低い（2-3-1（1）参照）。

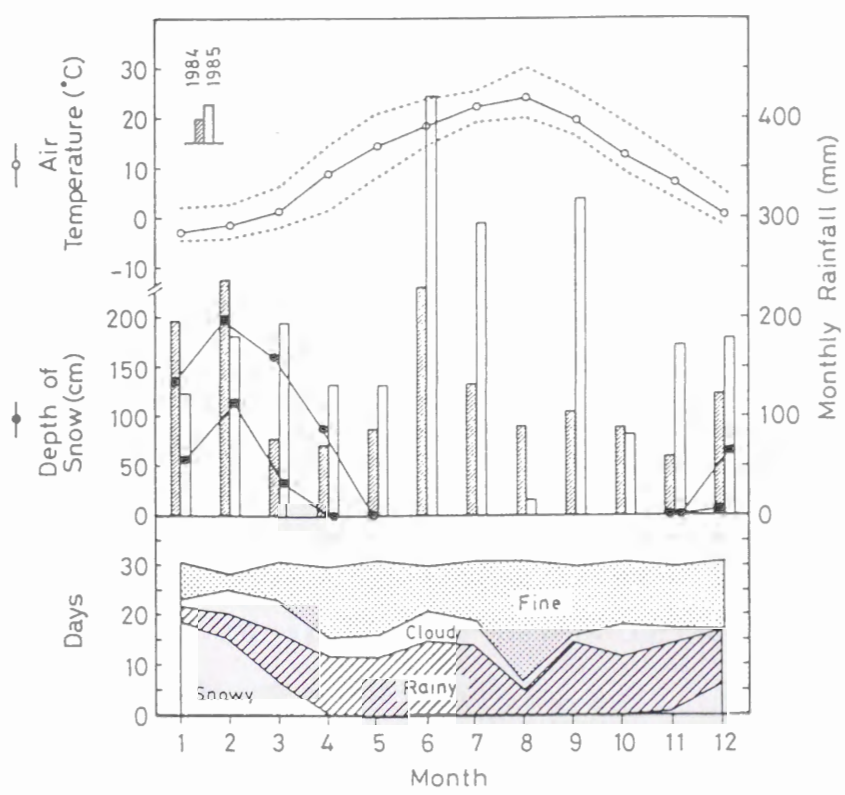


図2-3. 調査地、芦生の天候。詳細本文。

図2-1に示したように調査コースをあらかじめ定め、この調査コース沿いを1～2人で歩き、そこで訪花を確認した昆虫を訪花していた花の種を区別して全て採集した。採集の際には、昆虫の分類群や植物の生育形態は考えないことにして、定められた調査コース沿いの全ての開花植物で、同じように昆虫を採集する努力をした。採集には、捕虫網を用い、定量化

のため、1種の植物での1回の採集時間を約10分間と定め、最初の8分間は主に花のまわりを飛行している昆虫を花を痛めないように採集し、残りの2分で花の中や花にとまっている昆虫を採るようにした。

採集調査は4月－10月の間、原則として月1－3回の割で、晴天の日を選んで、1984年から4年間にわたっておこなった。採集は午前9時と10時の間に開始した。1日の採集に要する時間は開花していた花の種数によって異なるが、最大6時間程度であった。実際に採集した日付は以下のとおりである：

1984年:5/24, 6/18, 6/19, 8/29, 9/24

1985年:4/24, 5/22, 6/16, 6/27, 7/16, 8/3, 9/15

1986年:5/5, 5/22, 5/23, 6/5, 6/8, 7/8, 7/31, 8/5, 9/24, 10/10

1987年:5/29, 6/8, 7/15, 7/23, 7/31, 9/1, 9/15, 9/27, 10/26

採集後、全ての訪花昆虫は標本針にさして、採集日時と場所、花の種を記入したラベルをつけて保存した（角谷, 1991b, c）。これらは、後に全て種レベルに分類した。この中には厳密には昆虫ではない節足動物も含まれていたが、同様の生態的地位をしめる者とみなして訪花昆虫群集の解析に含めた。種名の同定は、謝辞に示した分類学の専門家に主に依頼した。種名が同定できなかった種については高次の分類群（主には科、一部は目）と番号からなる種コードで区別した。

全体的な群集解析の第一歩として、まず、各分類群ごとの構成に着目し、いわゆる虫媒花相と訪花昆虫相を記載することにした。植物については、その生育形態や繁殖システム（花の性表現）の違いにも着目した。また、地域全体のこれらの季節的変化も検討した。さらに、花の種ごとに訪花昆虫の多様度を多様度指数 H を用いて評価した。多様度指数 H は、第 i 番目の昆虫種の全訪花昆虫種に対する個体数比率 P_i を用いて、次式のように定義した：

$$H = - \sum P_i \log P_i \quad \cdot \cdot \cdot \cdot \quad (\text{式 } 2 - 1)$$

H の値は1種の昆虫のみが採集された植物で、最小値0をとる。 S 種類

の種がすべて等しい比率 $P_i = 1/S$ で採集されるとき、 H は最大値 $H_{max} = \log S$ をとる。 H の絶対的な大きさが多様度を、 H の H_{max} に対する相対的な大きさが各昆虫種の均質さの程度を示している。

(2) 結果・考察

・虫媒花相

昆虫の訪花を確認した花は全部で91種、71属、38科であった（表2-1）。このうち、18種が高木、15種が低木、7種が1年草、2種が2年草、46種が多年草、3種がつる性植物であった。繁殖システムで見ると79種が両性花のみを持ち、3種が雌雄異花同株、8種が雌雄異株、1種（トチノキ *Aesculus turbinata*）のみが両性雄性同株であった。全体の98%にあたる89種が土着種で、外来種は、スモモ（*Prunus salicina*）とヒメジョオン（*Stenactis annuus*）、2種のみであった。スモモは百年ほど前に人為的に植えられたものと思われる。ヒメジョオンは北米原産の外来雑草で40年ほど前から日本の道ばたで普通に見られる。全体の98%が土着種であった事実は、虫媒花群集が比較的良好な原生状態を保っていることを示唆しているといえよう。

吉村（1965）の植生調査によれば、ブナ（*Fagus crenata*）と、スギ（*Chryptomera japonica*）、ミズナラ（*Quercus mongolica* var. *grosseserrata* = *Q. crispula*）、ミズメ（*Betula grossa*）の4種の風媒花植物を優占種とするブナクロモジ群集が芦生に多いが、この地域には今回の調査で確認された虫媒花植物以外に以下のような虫媒花植物の可能性が高い種が自生する：クロモジ（*Lindera umbellata*）、マルバマンサク（*Hamamelis japonica*）、アズキナシ（*Sorbus alnifolia*）、リョウブ（*Clethra barbinervis*）、イタヤカエデ（*Acer mono*）、オオモミジ（*A. palmatum*）、コハウチワカエデ（*A. sieboldianum*）、コバノトネリコ（*Fraxinus lanuginosa*）、エゴノキ（*Styrax obassia*）、キイチゴ（*Rubus palmatus*）、オオカメノキ（*Viburnum furcatum*）。こうした種で訪花昆虫

が採集されなかったのは、高木類での採集効率の悪さや、早春の採集の不十分さによる可能性が高い。しかし、一部の高木類と早春の花をのぞけば、主要な虫媒花は今回の調査で確認した91種の中に含まれているものと思われる。

各種の植物上で採集した訪花昆虫の種数、個体数、多様度指数 (H , H_{max}) は、植物種ごとに著しく異なる (表 2-1)。1 章で述べたように「多くの種類の昆虫が訪花する花もあれば、ごく限られた種類の昆虫しか訪花しない花もある」が、芦生におけるその具体的な実態が表 2-1 に集約されている。

個体数についてみると、イカリソウ (*Epimedium grandiflorum*)、ミズヒキ (*Antenoron filiforme*) などの 1 個体しか採集されない種もあれば、シャク (*Anthriscus aemula*) のように457個体も採集された種もあった。こうした違いはその種類の植物が地域全体の訪花昆虫に利用される程度を反映していると考えられる。しかし、トチノキ (表 2-1, #51, *Aesculus turbinata*) のような高木はこうした調査では昆虫採集が困難なため、本来の利用のされ方に比べて採集個体数が少なくなってしまう。また、極端に採集個体の少ない種類の花は多様度指数や次節以降の統計解析から示される結果が疑わしいものであることを注意しなければならない。採集個体が 1 個体ならば、多様度指数は H , H_{max} いずれも 0 になるが、こうした植物が特定の送粉者に特殊化しているとは限らない。

多様度指数 H は、多くの種で H_{max} に近い値をとった。これは、多くの種類の植物で、多種の訪花昆虫がほぼ同じように訪花することを示唆する。しかし、ツリフネソウ (*Impatiens textori*, $H=0.64$, $H_{max}=1.10$) やカガノアザミ (*Commelina communis*, $H=1.36$, $H_{max}=2.30$) のように H_{max} の半分近い値しかとらない植物もあった。こうした多様度の比較的低い植物は、特定の昆虫の訪花頻度が高いことを意味し、送粉者として利用する昆虫を限定している可能性が高い。

表2-1. 芦生で訪花昆虫を採集できた花を科ごとに分けて、種名と花コード、生育形態などの植物の生態的特質、ならびに、訪花昆虫の採集個体数、種数、多様度を示す。なお、科の配列はStebbins(1974)に準拠し、科内の種の配列は種名(学名)のアルファベット順にした。

科名 # 種名	和名	花コード	生育 ¹ 形態	繁殖 ² システム	起源 ³	採集昆虫数		多様度	
						種数	個体数	H	Hmax
MAGNOLIACEAE	モクレン科								
1 <i>Magnolia salicifolia</i>	タムシバ	Mag	T	H	N	1	4	0.00	0.00
BERBERIDACEAE	メギ科								
2 <i>Epimedium grandiflorum</i>	イカリソウ	Ep1	P	H	N	1	1	0.00	0.00
RANUNCULACEAE	キンボウゲ科								
3 <i>Anemone flaccida</i>	ニリンソウ	Ane	P	H	N	10	16	2.10	2.30
FUMARIACEAE	ケマンソウ科								
4 <i>Corydalis lineariloba</i>	ヤマエンゴサク	Cor1	B	H	N	17	35	2.33	2.83
5 <i>Corydalis pallida</i>	ミヤマキケマン	Cor2	P	H	N	18	34	2.67	2.89
FAGACEAE	ブナ科								
6 <i>Castanea crenata</i>	クリ	Cas	T	M	N	25	48	2.86	3.22
POLYGONACEAE	タデ科								
7 <i>Antenoron filiforme</i>	ミズヒキ	Ant	P	H	N	1	1	0.00	0.00
8 <i>Bistorta tenuicaulis</i>	ハルトラノオ	Bis	P	H	N	2	2	0.69	0.69
9 <i>Persicaria aestiva</i>	ウナギツカミ	Per1	A	H	N	1	1	0.00	0.00
10 <i>Persicaria pubescens</i>	ボントクタデ	Per2	A	H	N	10	17	2.17	2.30
11 <i>Persicaria senticosa</i>	ママコノシリヌグイ	Per3	A	H	N	7	9	1.83	1.95
12 <i>Persicaria thunbergii</i>	ミゾソバ	Per4	A	H	N	19	37	2.45	2.94
13 <i>Reynoutria japonica</i>	イタドリ	Rey	P	D	N	12	14	2.44	2.48
STACHYURACEAE	キブシ科								
14 <i>Stachyurus praecox</i>	キブシ	Stac	T	D	N	2	2	0.69	0.69
SYMPLOCACEAE	ハイノキ科								
15 <i>Symplocos chinensis</i>	サワフタギ	Sym	S	H	N	29	46	3.11	3.37
VIOLACEAE	スミレ科								
16 <i>Viola grypoceras</i>	タチツボスミレ	Vio1	P	H	N	1	1	0.00	0.00
17 <i>Viola kusanoana</i>	オオタテツボスミレ	Vio2	P	H	N	10	14	2.21	2.30
18 <i>Viola vaginata</i>	スミレサイシン	Vio3	P	H	N	10	23	1.72	2.30
19 <i>Viola verecunda</i>	ツボスミレ	Vio4	P	H	N	12	23	2.09	2.48
SALICACEAE	ヤナギ科								
20 <i>Salix gracilistyla</i>	ネコヤナギ	Sal1	S	D	N	18	51	2.39	2.89
STYRACACEAE	エゴノキ科								
21 <i>Styrax japonica</i>	エゴノキ	Sty	T	H	N	3	4	1.04	1.10
PRIMULACEAE	サクラソウ科								
22 <i>Lysimachia clethroides</i>	オカトラノオ	Lys	P	H	N	16	20	2.69	2.77
ROSACEAE	バラ科								
23 <i>Agrimonia pilosa</i>	キンミズヒキ	Agr	P	H	N	2	2	0.69	0.69
24 <i>Aruncus dioicus</i>	ヤマブキショウマ	Aru	P	H	N	5	11	1.29	1.61
25 <i>Geum japonicum</i>	ダイコンソウ	Geu	P	H	N	2	2	0.69	0.69
26 <i>Prunus incisa</i>	キンキマメザクラ	Pru1	T	H	N	18	48	2.17	2.89
27 <i>Prunus salicina</i>	スモモ	Pru2	T	H	C	19	33	2.73	2.94
28 <i>Prunus Grayana</i>	ウワミズザクラ	Pru3	T	H	N	21	29	2.80	3.04
29 <i>Rosa multiflora</i>	ノイバラ	Ros1	S	H	N	3	4	1.04	1.10
30 <i>Rubus illecebrosus</i>	バライチゴ	Rub1	S	H	N	2	2	0.69	0.69
31 <i>Rubus microphyllus</i>	ニガイチゴ	Rub2	S	H	N	8	8	2.08	2.08
32 <i>Rubus palmatus</i>	ナガバモミジイチゴ	Rub3	S	H	N	4	4	1.39	1.39
33 <i>Rubus parvifolius</i>	ナワシロイチゴ	Rub4	S	H	N	2	2	0.69	0.69

表 2 - 1 . (つづき)

科名 # 種名	和名	花コード	生育 ¹ 形態	繁殖 ² システム	起源 ³	採集昆虫数		多様度		
						種数	個体数	H	Hmax	
SAXIFRAGACEAE ユキノシタ科										
34	<i>Astilbe thunbergii</i>	アカシヨウマ	Ast1	P	H	N	38	59	3.46	3.64
35	<i>Cardiandra alternifolia</i>	クサアジサイ	Car	P	H	N	12	15	2.34	2.48
36	<i>Deutzia crenata</i>	ウツギ	Deu3	S	H	N	31	66	3.12	3.43
37	<i>Hydrangea hirta</i>	コアジサイ	Hyd1	S	H	N	45	71	3.46	3.81
38	<i>Hydrangea macrophylla</i>	ヤマアジサイ	Hyd2	S	H	N	51	137	3.43	3.93
39	<i>Hydrangea paniculata</i>	ノリウツギ	Hyd3	S	H	N	75	150	3.94	4.32
LEGUMINOSAE マメ科										
40	<i>Desmodium podocarpum</i>	ヌスビトハギ	Des	P	H	W	1	1	0.00	0.00
41	<i>Lespedeza bicolor</i>	ヤマハギ	Les1	L	H	N	5	8	1.49	1.61
42	<i>Trifolium repens</i>	シロツメクサ	Trif	P	H	W	1	2	0.00	0.00
ALANGIACEAE ウリノキ科										
43	<i>Alangium platanifolium</i>	ウリノキ	Ala	S	H	N	1	7	0.00	0.00
CORNACEAE ミズキ科										
44	<i>Aucuba japonica</i>	ヒメアオキ	Auc1	S	D	N	1	1	0.00	0.00
45	<i>Swida controversa</i>	ミズキ	Sw11	T	H	N	33	49	3.34	3.50
46	<i>Benthamidia japonica</i>	ヤマボウシ	Ben	T	H	N	1	1	0.00	0.00
CELASTRACEAE ニシキギ科										
47	<i>Euonymus alatus</i>	コマユミ	Euo1	T	H	N	67	155	3.37	4.20
48	<i>Euonymus sieboldianus</i>	マユミ	Euo2	T	H	N	4	4	1.39	1.39
RHAMNACEAE クロウメモドキ科										
49	<i>Hovenia tomentella</i>	ケケンボナシ	Hov	T	H	N	6	10	1.70	1.79
VITACEAE ブドウ科										
50	<i>Ampelopsis brevipedunculata</i>	ノブドウ	Ampe	L	H	N	10	12	2.25	2.30
HIPPOCASTANACEAE トチノキ科										
51	<i>Aesculus turbinata</i>	トチノキ	Aes1	T	A	N	2	2	0.69	0.69
ACERACEAE カエデ科										
52	<i>Acer rufinerve</i>	ウリハダカエデ	Ace1	T	D	N	2	6	0.45	0.69
ANACARDIACEAE ウルシ科										
53	<i>Rhus javanica</i>	ヌルデ	Rhu1	T	D	N	21	44	2.70	3.04
54	<i>Rhus trichocarpa</i>	ヤマウルシ	Rhu2	T	D	N	3	22	0.37	1.10
RUTACEAE ミカン科										
55	<i>Phellodendron amurense</i>	キハダ	Phe	T	D	N	15	18	2.63	2.71
GERANIACEAE フウロソウ科										
56	<i>Geranium nepalense</i>	ゲンノショウコ	Ger	P	H	N	11	14	2.24	2.40
OXALIDACEAE カタバミ科										
57	<i>Oxalis griffithii</i>	ミヤマカタバミ	Oxa1	P	H	N	3	4	1.04	1.10
BALSAMINACEAE ツリフネソウ科										
58	<i>Impatiens noli-tangere</i>	キツリフネ	Imp1	A	H	N	1	1	0.00	0.00
59	<i>Impatiens textori</i>	ツリフネソウ	Imp2	A	H	N	3	10	0.64	1.10
UMBELLIFERAE セリ科										
60	<i>Angelica polymorpha</i>	シラネセンキュウ	Ang1	P	H	N	2	2	0.69	0.69
61	<i>Angelica pubescens</i>	シシウド	Ang2	P	H	N	40	68	3.12	3.69
62	<i>Anthriscus aemula</i>	シャク	Anth	P	H	N	89	457	4.12	5.24
63	<i>Cryptotaenia japonica</i>	ミツバ	Cry	P	H	N	1	1	0.00	0.00
64	<i>Spuriopimpinella nikoensis</i>	ヒカゲミツバ	Spu	P	H	N	8	8	2.08	2.08

表 2 - 1 . (つづき)

科名 # 種名	和名	花コード	生育 ¹ 形態	繁殖 ² システム	起源 ³	採集昆虫数		多様度	
						種数	個体数	H	Hmax
GENTIANACEAE	リンドウ科								
65 <i>Tripterospermum japonicum</i>	ツルリンドウ	Trip	L	H	N	1	1	0.00	0.00
OLEACEAE	モクセイ科								
66 <i>Ligustrum obtusifolium</i>	イボタ	Lig1	S	H	N	6	10	1.61	1.79
VERBENACEAE	クマツヅラ科								
67 <i>Caryopteris divaricata</i>	カリガネソウ	Cary	P	H	N	2	2	0.69	0.69
LABIATAE	シソ科								
68 <i>Clinopodium micranthum</i>	イヌトウバナ	Cl1	P	H	N	1	1	0.00	0.00
69 <i>Rabdosia longituba</i>	アキチヨウジ	Rab1	P	H	N	2	3	0.64	0.69
70 <i>Rabdosia trichocarpa</i>	クロバナヒキオコシ	Rab2	P	H	N	28	91	2.42	3.33
71 <i>Salvia glabrescens</i>	アキギリ	Salr	P	H	N	1	1	0.00	0.00
PLANTAGINACEAE	オオバコ科								
72 <i>Plantago asiatica</i>	オオバコ	Pla	P	H	W	1	1	0.00	0.00
CAPRIFOLIACEAE	スイカヅラ科								
73 <i>Viburnum plicatum</i>	ヤブデマリ	Vib1	T	H	N	44	76	3.53	3.78
74 <i>Weigela hortensis</i>	タニウツギ	Wei	S	H	N	46	92	3.38	3.83
VALERIANACEAE	オミナエシ科								
75 <i>Patrinia villosa</i>	オトコエシ	Pat	P	H	N	1	3	0.00	0.00
COMPOSITAE	キク科								
76 <i>Adenocaulon himalaicum</i>	ノブキ	Ade	P	M	N	2	2	0.69	0.69
77 <i>Ainsliaea acerifolia</i>	オクモミジハグマ	Ain	P	H	N	1	1	0.00	0.00
78 <i>Aster glehni</i>	ゴマナ	Ast1	P	H	N	7	11	1.89	1.95
79 <i>Cacalia delphinifolia</i>	モミジガサ	Cac	P	H	N	7	7	1.95	1.95
80 <i>Carpesium divaricatum</i>	ガンクビソウ	Carp	P	H	N	1	1	0.00	0.00
81 <i>Cirsium japonicum</i>	ノアザミ	Cir1	P	H	N	1	6	0.00	0.00
82 <i>Cirsium kagamontanum</i>	カガノアザミ	Cir2	P	H	N	10	58	1.36	2.30
83 <i>Ixeris dentata</i>	ニガナ	Ixe1	P	H	N	19	29	2.80	2.94
84 <i>Kalimeris yomena</i>	ヨメナ	Kal1	P	H	N	4	4	1.39	1.39
85 <i>Petasites japonicus</i>	フキ	Pet	P	M	N	1	1	0.00	0.00
86 <i>Siegesbeckia orientalis</i>	メナモミ	Sie	A	H	W	1	1	0.00	0.00
87 <i>Stenactis annuus</i>	ヒメジオン	Sten	B	H	E	9	15	2.03	2.20
COMMELINACEAE	ツユクサ科								
88 <i>Commelina communis</i>	ツユクサ	Com	P	H	N	1	1	0.00	0.00
LILIACEAE	ユリ科								
89 <i>Disporum sessile</i>	ホウチャクソウ	Dis	P	H	N	1	1	0.00	0.00
90 <i>Polygonatum macranthum</i>	オオナルコユリ	Pol	P	H	N	1	1	0.00	0.00
91 <i>Tricyrtis affinis</i>	ヤマジノホトトギス	Tric	P	H	N	1	1	0.00	0.00

¹T:高木, S:低木, A:1年草, B:2年草, P:多年草, L:つる性
²H:両性花, D:雌雄異花同株, M:雌雄異株, A:両性雄性同株
³N:土着種, W:日本産雑草, C:栽培植物, E:外来雑草

・虫媒花相の季節変化

本章では、原則として訪花昆虫が採取された花、すなわち、昆虫が訪花する状態にあった花を開花していた花とみなして、虫媒花相の季節変化を考える。すなわち、人間の目でみて、一見、開花しているように見える花も、昆虫がまったく訪花しない場合には「開花していた」とはみなさないことにする。

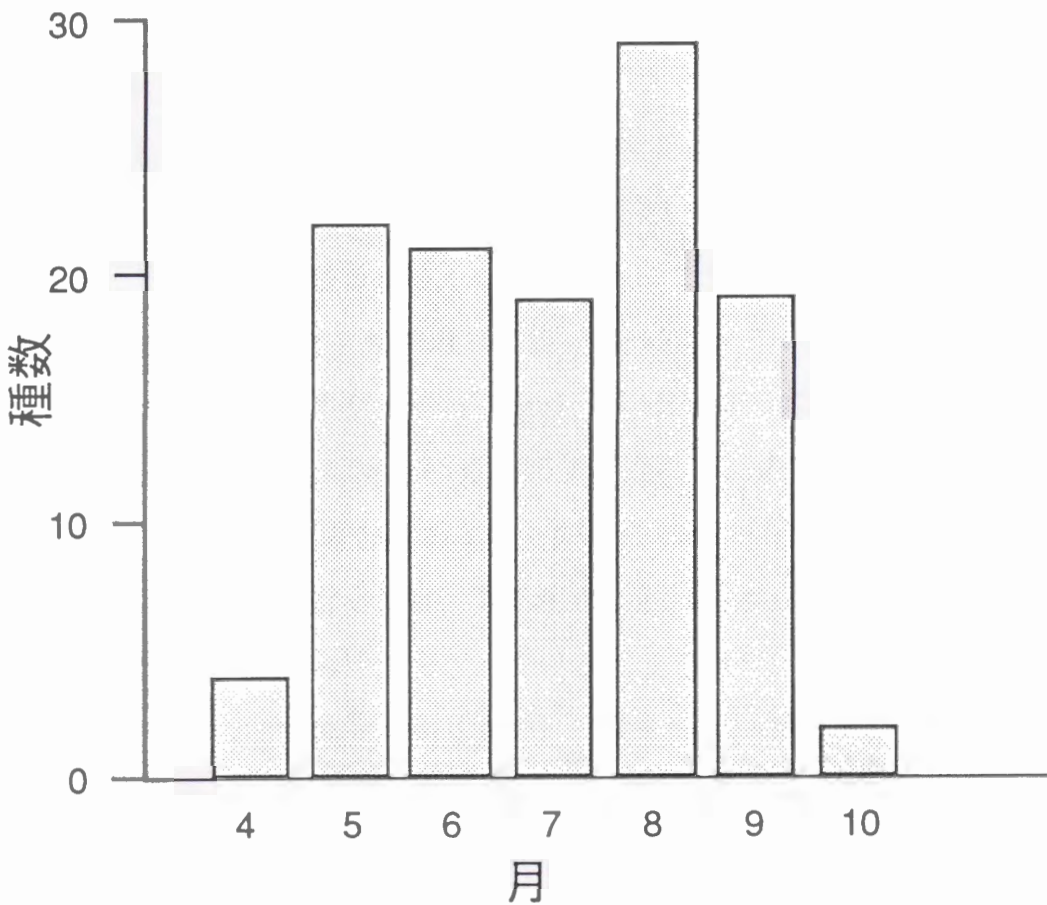


図2-4. 芦生で開花を確認した植物種数の季節変化。

4月24日から10月26日にいたる調査期間中、常に、幾種類かの花が開花していたが、月別に開花していた花の種数をみると4月と10月に少なく、8月に多かった(図2-4)。個別にみると(図2-5)、4月～5月初

めにかけて、ブナなどの葉が開く前の林床の明るい時期にだけ、短期間開花するヤマエンゴサク（種コードCor1）やイカリソウ（Epi）などの早春の草本が5種あった。ネコヤナギ（Sali）やキンキマメザクラ（Pru1）などもこの早春の時期に開花した。その後、高木層の展葉とともに暗くなった林床では、コアジサイ（Hyd1）やヤマアジサイ（Hyd2）などの低木が7月ごろまで次々と開花した。また、沢沿いでは、5月のおわりごろトチノキ（Aes1）が開花し、タニウツギ（Wei）がこれに続いて開花した。8月以降に開花しはじめる木本類はキハダ（Phe）とヌルデ（Rhu）の2種のみだったが、7～8月以降、ヒカゲミツバ（Spu）、アキチョウジ（Rab1）、クロバナヒキオコシ（Rab2）、ツリフネソウ（Imp2）、カガノアザミ（Cir2）などの比較的開花期間の長い草本類が、多種、次々に開花した。8月の開花種数が多くなるのは主にこうした草本類のためである。1種の植物の平均開花期間は16.0日（sd=12.8, n=91）で、もっとも長く、開花していたのはヒカゲミツバ（Spu）の84日であった。

虫媒性植物は、送粉者をめぐる競争を避けるために種ごとに開花期間を違えて咲き分ける場合があることが知られている（Waser & Real, 1979 など）。4～8月半ばまでは、同じ生育形態（高木、低木、草本）の中では、ある程度、咲き分けがおこっているようである。また、同じ属の中では（種コードの英字部分が同じもの）、咲き分けが起こっている傾向があるように思える。しかし8月以降の草本類の開花の仕方は、およそ咲き分けが起こっているとは考えにくい咲き方である。

・訪花昆虫相の構成

採集された総個体数は2459個体で、715種に分けることができた（表2-2）。この中には、真性クモ目12種、ザトウムシ目1種が含まれた。これら13種は、厳密には昆虫ではないが、本章の解析ではとりあえず訪花昆虫に含めることにする。これら13種はいずれも捕食者と考えられる。残り702種が、昆虫（Insecta）で、11目に分けることができた。2を底とした

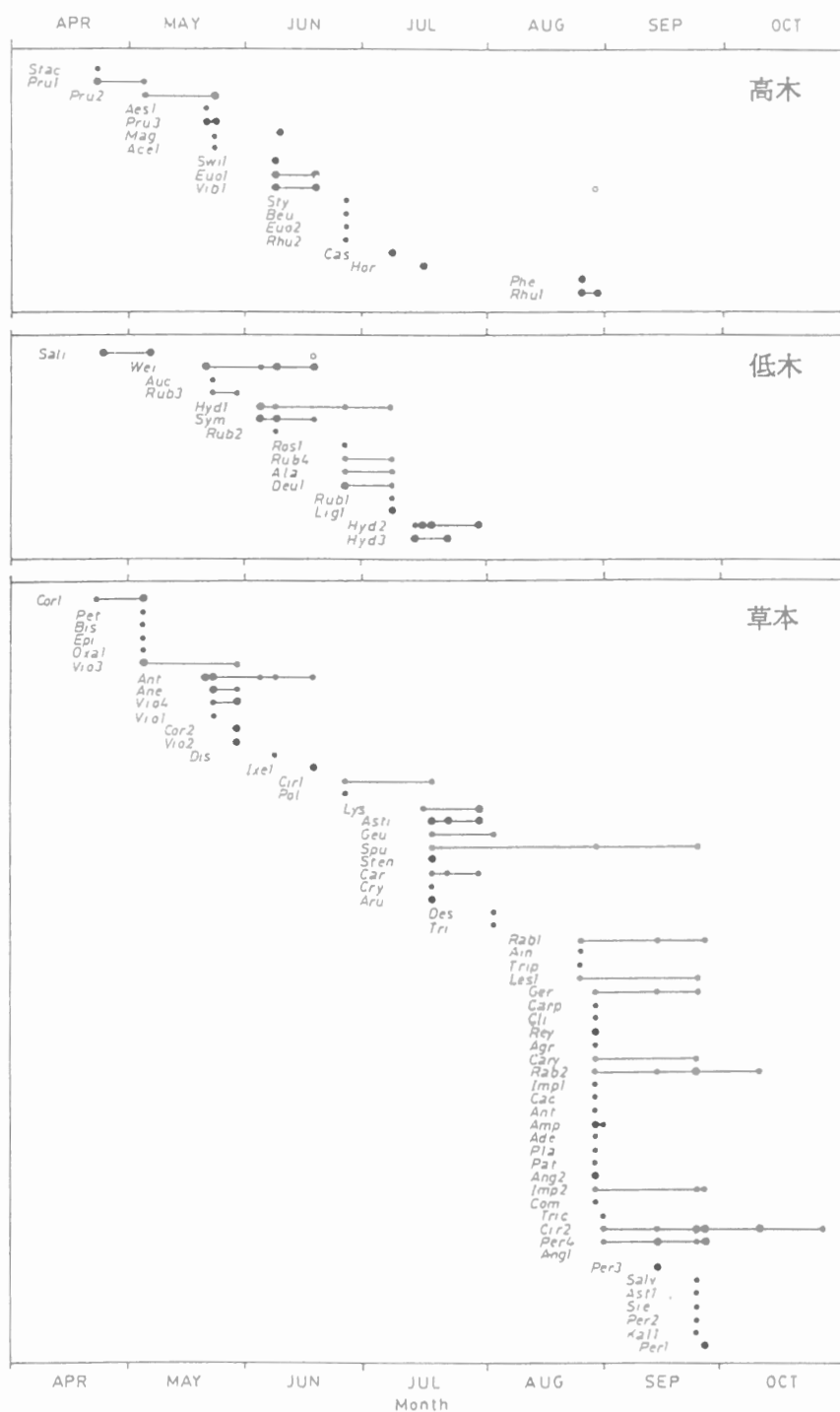


図 2-5. 芦生で開花を確認した91種の植物の開花期間を生育形態（高木、低木、草本）別に表示。図中、大きな丸は10個体以上の訪花昆虫の採集を表し、小さな丸は10個体未満の採集を表す。図中で、花の種を表している花コードについては表 2-1 参照。

対数のオクターブに採集個体数ごとに分けた場合（第1オクターブ：1個体、第2オクターブ：2-3個体、第3オクターブ：4-7個体、第4オクターブ：8-15個体・・・）、各オクターブに入る種数は正規分布の右側を切り出したようなカーブとなる（図2-6，Preston, 1962）。調査努力を重ねるに従い、正規分布に近づき、完全に全群集を捕らえたときに正規分布になると期待される。図2-6のカーブは正規分布の右側21%にあたるので、このことから今回採集されたのはこの地域の全訪花昆虫種の21%で、この地域の全訪花昆虫種数は3394種であると推定される（May, 1975）。

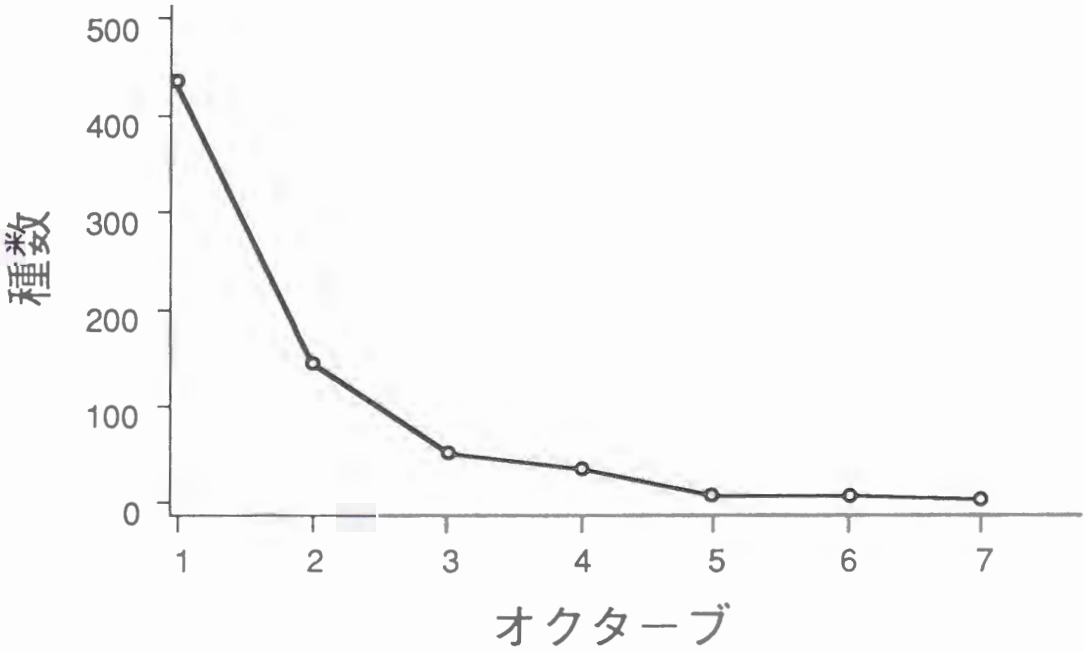


図2-6．芦生で採集した訪花昆虫の種数とPrestonのオクターブの関係。
詳細本文。

昆虫の目別の種数を見ると双翅目がもっとも多く（296種、41.2%）、膜翅目（188種、26.6%）、鞘翅目（135種、18.8%）、半翅目（39種、5.4%）、鱗翅目（28種、2.1%）と続く（図2-7、表2-2）。これら5目で全体の94.1%をしめる。採集された個体数で見ると膜翅目がもっとも多く（948個体、38.6%）、双翅目（869個体、35.3%）、鞘翅目（434個体、17.7%）、半翅目（126個体、5.1%）、鱗翅目（33個体、1.3%）と続く。個体数でみると膜翅目と双翅目の順位が入れ替わるがこの5目が主要な訪花昆虫であることに変わりはない。主要な訪花性昆虫は、この5目に入るものと考えられる。

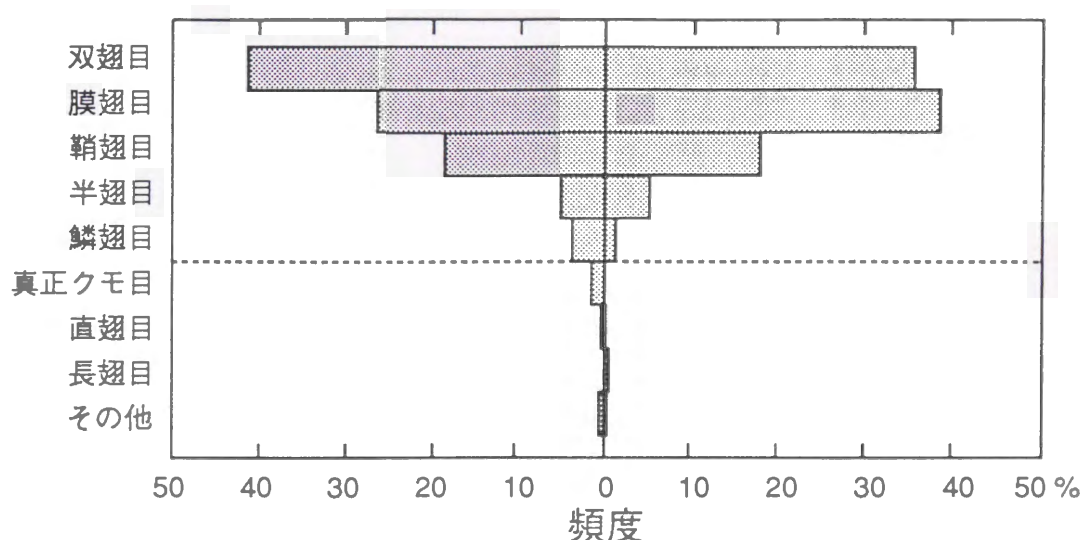


図2-7. 芦生で採集した訪花昆虫全部の目別構成比。右図は採集個体数の比で、左図は種数の比で示す。真正クモ目は厳密には昆虫でないが本論文の解析では、訪花昆虫に含める。この図から、主要な訪花昆虫は双翅目、膜翅目、鞘翅目、半翅目、鱗翅目の5目に含まれることが分かる。

半翅目は14の科に分かれ、特に多かったのはメクラカメムシ科（14種、54個体）とヨコバイ科（4種、40個体）であった。14科のうち、ハナカメムシ科は捕食者を含むものと思われる。残りの13科は、基本的には植物組織から直接吸汁する性質を持つが、花蜜や花粉を利用する可能性もある。ただし、これらの中には、たまたま花にいただけの種が含まれている可能性もある。

表 2-2. 芦生で採集できた訪花昆虫の分類群ごとの採集種数と採集個体数ならびに訪花植物の種数。

目 科	種数	個体数	訪花植物 種数
クモ形綱			
ザトウムシ目	1	1	1
真正クモ目	12	12	5
昆虫綱			
カゲロウ目	1	1	1
カワゲラ目	2	4	3
直翅目	5	7	6
半翅目	39	126	25
カメムシ科	6	9	9
ナガカメムシ科	2	4	2
ハナカメムシ科	1	1	1
メクラカメムシ科	14	54	20
アワフキムシ科	2	3	3
コガシラアワフキ科	1	1	1
オオヨコバイ科	2	2	2
カンムリヨコバイ科	1	1	1
シダヨコバイ科	1	1	1
ヨコバイ科	4	40	3
ハネナガウンカ科	1	1	1
コガシラウンカ科	1	1	1
ヒシウンカ科	2	6	4
キジラミ科	1	2	2
脈翅目	1	1	1
長翅目	4	19	4
毛翅目	3	4	3
鱗翅目	28	33	16
モグリチビガ科	1	1	1
ツヤコガ科	3	4	4
ムモンハモグリガ科	2	2	2
ハマキガ科	3	3	3
ホソガ科	2	2	2
マダラガ科	1	1	1
メイガ科	5	5	4
セセリチョウ科	2	4	3
アゲハチョウ科	1	2	2
シロチョウ科	1	1	1
シジミチョウ科	3	3	3
タテハチョウ科	1	1	1
シロクガ科	1	1	1
フタオガ科	1	1	1
スズメガ科	1	2	2
双翅目	296	869	58
キノコバエ科	11	11	3
タマバエ科	5	10	4
クロバネキノコバエ科	9	1	4
ケバエ科	4	5	3
ニセケバエ科	1	1	1
チョウバエ科	1	1	1
カガンボ科	11	12	4
ユスリカ科	3	9	2
ユカカ科	3	5	3
ミズアブ科	2	3	3
シギアブ科	1	1	1
ムシヒキアブ科	1	1	1
アブ科	1	1	1
ツリアブ科	3	15	6
コガシラアブ科	1	15	2

表2-2. (つづき)

目 科	種数	個体数	訪花植物 種数
オドリバエ科	34	88	18
アシナガバエ科	3	4	3
ヤリバエ科	2	17	3
ノミバエ科	1	4	1
アタマアブ科	1	1	1
ハナアブ科	58	228	53
メバエ科	5	5	5
ミバエ科	5	5	5
シマバエ科	10	18	7
クロツヤバエ科	5	5	4
ハモグリバエ科	2	2	2
ショウジョウバエ科	5	5	3
ホソショウジョウバエ科	1	1	1
ミギワバエ科	7	7	5
ニセミギワバエ科	2	2	1
キモグリバエ科	16	29	10
クチキバエ科	5	79	13
フンバエ科	1	3	2
ハナバエ科	27	92	15
イエバエ科	2	5	5
ヤドリバエ科	31	34	15
ヒラタハナバエ科	2	5	4
クロバエ科	6	120	10
ニクバエ科	8	9	6
鞘翅目	135	434	34
オサムシ科	2	2	2
シデムシ科	1	1	1
ハネカクシ科	4	39	6
デオキノコムシ科	11	37	12
コメツキムシ科	10	29	23
タマムシ科	2	3	3
ホタル科	2	3	2
ジョウカイボン科	8	42	10
ベニボタル科	4	6	4
カツオブシムシ科	1	1	1
キスイモドキ科	2	2	2
ジョウカイモドキ科	1	2	2
ケシキスイ科	6	35	8
キスイムシ科	1	1	1
テントウムシ科	3	3	2
テントウダマシ科	1	1	1
ハムシダマシ科	3	17	7
クチキムシ科	1	2	1
アカハネムシ科	1	1	1
ハナノミ科	8	35	12
ハナノミダマシ科	1	1	1
クビナガムシ科	2	5	3
カミキリモドキ科	8	25	7
カミキリムシ科	26	83	18
ハムシ科	18	50	17
オトシブミ科	2	2	2
ホソクチゾウムシ科	1	1	1
ゾウムシ科	5	5	4

表2-2. (つづき)

目 科	種数	個体数	訪花植物 種数
膜翅目	188	948	79
ハバチ科	18	26	16
ミフシハバチ科	3	4	3
コンボウハバチ科	1	1	1
コマユバチ科	21	21	16
ヒメバチ科	39	41	15
ヒメコバチ科	1	1	1
シリアゲコバチ科	1	2	1
コガネコバチ科	5	5	4
カタビロコバチ科	1	1	1
ヤドリタマバチ科	1	1	1
タマバチ科	1	1	1
セダカヤセバチ科	1	1	1
ハエヤドリバチ科	1	1	1
シリボソクロバチ科	1	1	1
ハラビロヤドリバチ科	1	1	1
アリ科	8	25	10
スズメバチ科	7	21	12
ドロバチ亜科	4	4	3
スズメバチ亜科	3	17	9
ジガバチ科	11	28	12
ミツバチモドキ科	3	43	10
コハナバチ科	20	192	39
ヒメハナバチ科	21	96	21
ハキリバチ科	7	15	9
ケブカハナバチ科	11	104	33
ケブカハナバチ亜科	2	3	3
クマバチ亜科	5	93	25
キマダラハナバチ亜科	4	8	7
ミツバチ科	7	316	55
マルハナバチ亜科	5	209	50
ミツバチ亜科	2	107	14
合計	715	2459	91

鱗翅目の多くは典型的な吸蜜者である。全体群集からみると種数、個体数ともに少ないが、花蜜について考える場合には無視しがたいグループである。15科から、それぞれ数種ずつ採集されたが、いずれの科でも種あたりの平均採集個体数は2個体以下であった。これは、いずれの種も訪花頻度が低いことを反映している。なお、すべての採集は日中おこなったので、夜行性のガ類は含まれていない。

もっとも種数の多かった双翅目の多くは基本的には吸蜜者または食花粉者であるが、オドリバエ科等には捕食者も含まれる。もっとも、採集個体数の多かった科は、ハナアブ科（58種、228個体）で、クロバエ科（6種、120個体）やハナバエ科（27種、92個体）がそれに続く。これらの中には

重要な送粉者が含まれる可能性が高い。

とりわけ、採集個体数が多かった種は、ツマグロキンバエ (*Stomorhina obsoleta*、クロバエ科、112個体)、シマハナアブ (*Eristalis cerealis*、ハナアブ科、55個体)、セスジヒラタアブ (*Melanostoma scalare*、ハナアブ科、32個体) の3種であった。ツマグロキンバエの採取個体数は昆虫全体でも最多である。

鞘翅目は基本的には食花粉者と考えられるが、オサムシ科、ジョウカイボン科、テントウムシ科などの訪花昆虫は捕食者であると考えられる。鞘翅目で採集個体数の多かった科はカミキリムシ科 (26種、83個体)、ハムシ科 (18種、50個体)、ジョウカイボン科 (8種、42個体) などであった。種別にみるとキイロハナムグリハネカクシ (*Eusphalerum parallelum*、ハネカクシ科) の36個体が最多で、ほかの種類はいずれも30個体以下しか採集されなかった。

採取された膜翅目は10上科、24科であった。個体数にして膜翅目全体の80.5%にもあたる766個体がミツバチ上科 (いわゆるハナバチ) であった。特に個体数が多かったのはニホンミツバチ (*Apis cerana*、89個体)、トラマルハナバチ (*Bombus diversus*、84個体)、クロツヤハナバチ (*Ceratina megastigmata*、73個体)、ニジイロコハナバチ (*Lassioglossum apristum*、68個体)、ミヤママルハナバチ (*Bombus honshyensis*、65個体) などであった。ミツバチ上科の昆虫は原則として幼虫を育てるために花蜜と花粉の両方を集める。このグループは単に成虫のためだけではなく次世代の幼虫のための餌を確保するために訪花しているので、花に対する依存度が高く、訪花や採餌のパターンに対する選択がかかりやすく、効率のよい採餌様式を進化させたものが多いようである。他の上科の膜翅目昆虫は、原則として成虫の活動のためのエネルギー源として花蜜を利用する吸蜜者である。

ミツバチ上科は6科、9亜科、13属、66種であった（表2-3）。この種数は、北海道（122種、Sakagami & Fukuda, 1973）や貴船（72種、Inoue *et al.*, 1990）、高知（68種、Ikudome, 1978）などでのハナバチ相調査に比べると少ないが、京大構内（62種、本論文2-3-1）や岐阜（51種、Yamauchi *et al.*, 1974）、和歌山（48種、Matsuura *et al.*, 1974）に比べると多い。科別に種数をみると、コハナバチ科が北海道で多く（43種）、上記の他の地域ではほ

ぼ同程度ある。ヒメハナバチ科の種数は上記の地域ではほぼ同程度である。ハキリバチ科の種数が高知（15種）や和歌山（12種）などの南の地域で芦生より多く、その分、ミツバチ科の種数が芦生で多い。

芦生で採集された66種のハナバチのうちセイヨウミツバチ（*Apis mellifera*）だけは、調査地から2kmほど西に置かれた養蜂家の巣箱から飛来したものと思われるが、残りの65種は土着のものである。日本の他の地域でのハナバチ相の調査と比べるとともに共通種の多いのは貴船（38種）で、北海道（27種）、京大構内（26種）、岐阜（19種）、高知（14種）、和歌山（12種）と続く。北海道との共通種が京大構内や和歌山との共通種よりも多いのは意外な結果である。

・訪花昆虫相の季節変化

訪花昆虫の種数を月別にみると、5月に最大となり、その後、単調に減少した（図2-8）。この傾向は双翅目の種数の変化とほぼ一致する。

表2-3. 芦生で採集できたハナバチ類の属ごとの採集種数と採集個体数。

科 属	採集 種数	採集 個体数
ミツバチモドキ科 Colletidae		
<i>Hylaeus</i>	3	43
コハナバチ科 Halictidae		
<i>Lassioglossum</i>	18	190
<i>Sphecodes</i>	1	2
ヒメハナバチ科 Andrenidae		
<i>Andrena</i>	21	96
ハキリバチ科 Megachilidae		
<i>Chaliodoma</i>	1	1
<i>Megachile</i>	2	7
<i>Osmia</i>	2	5
<i>Coelioxys</i>	1	1
ケブカハナバチ科 Anthophoridae		
<i>Tetralonia</i>	2	3
<i>Ceratina</i>	4	93
<i>Nomada</i>	4	8
ミツバチ科 Apidae		
<i>Bombus</i>	5	209
<i>Apis</i>	2	107
合計	66	765

鞘翅目の種数は6，7月に多く、その後、急速に減少した。膜翅目の種数は6月にもっとも多く、その後緩やかに減少した。種数でみた膜翅目の比率は春に少なく、単調に増加して、9月に最大になる。

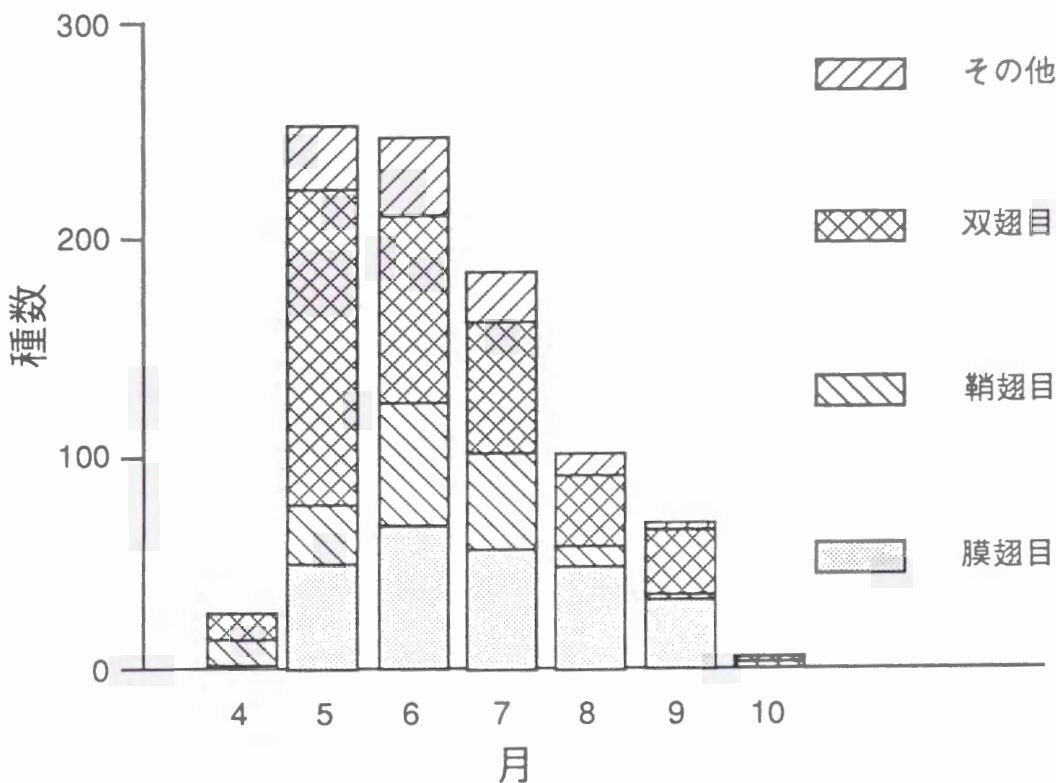


図2-8. 芦生で採集した訪花昆虫種数の目別構成の季節変化。

採集された訪花昆虫の個体数を月別にみると、種数の季節変化と似たパターンにはなったが、9月の採集個体数が8月より多く、単調な減少傾向ではなかった（図2-9）。秋に膜翅目の比率が高まる傾向は個体数で見るとより顕著である。

昆虫種ごとの季節変動については、昆虫種がきわめて多いことと、本論文の総合考察と直接関係ないことから、本論文では省略する（Kato *et al.*, 1990参照）。

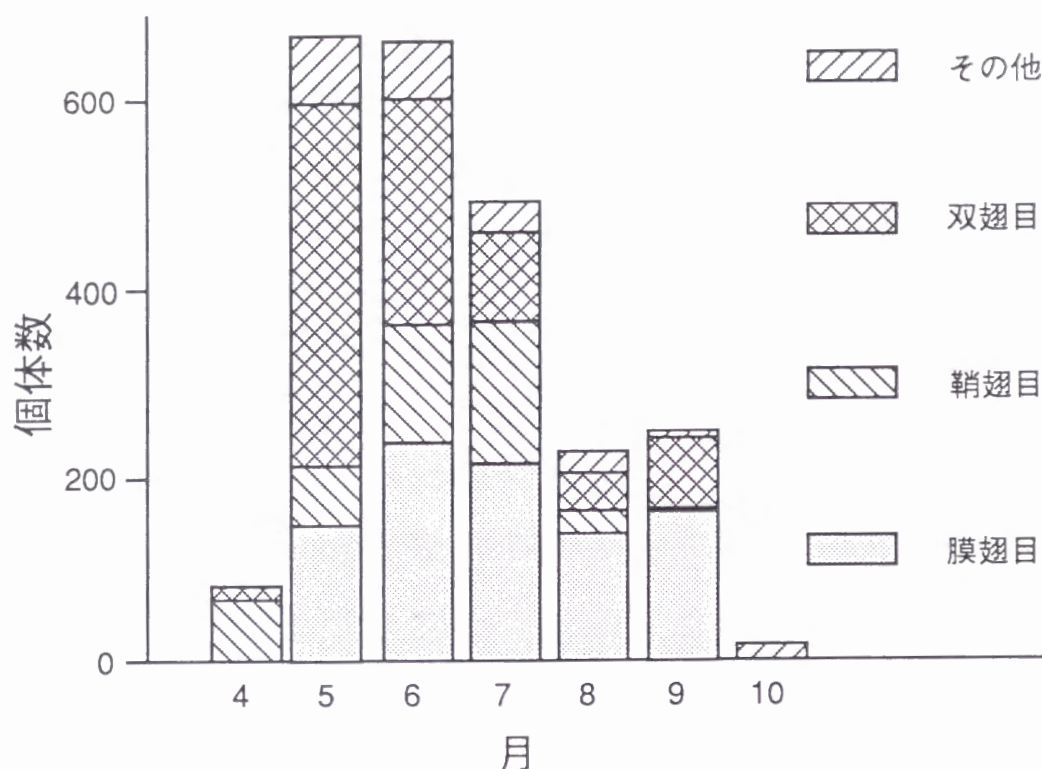


図 2-9. 芦生で採集した訪花昆虫の採集個体数でみた目別構成の季節変化。

2-2-2. 植物別訪花昆虫群集に関するクラスター分析

(1) 方法

最初の統計的解析として、クラスター分析をおこなうことにした。クラスター分析は事前に分類されていない観察対象を複数のデータ変量の類似性に基づいて分類するための分析手法である。ここでは、個々の分類群の花を利用する訪花昆虫群集を観察対象とし、各分類群に属する昆虫の対象とする群集の中での構成比をデータ変量とすることで、訪花昆虫群集をどのように分類して理解するのが適当かを検討することにする。

観察対象間の類似性は、全データ変量を座標軸とする多次元空間におけるユークリッド距離で通常定義される。近接する観察対象を逐次クラスターにまとめたのち、クラスター間の類似性、すなわち、クラスター間の

距離をどのように定義するかについては多くの議論がなされている。単純に考えると、各クラスターの幾何学的な重心間のユークリッド距離でクラスター間距離を定義すればよいように思えるが、多くの場合、これではうまくいかない (Milligan, 1980)。本論文では、クラスター間距離を全変量を加算したクラスター間のANOVA平方和で定義したWardの最小分散法 (Ward, 1963) を用いて解析した。この方法のクラスター間距離は、幾何学的には重心間のユークリッド距離を二つのクラスターに含まれる観察対象の数で補正した値になる。各クラスターに等しい観察対象を含む傾向があり、本来、観察対象が少ない独立したクラスターを不正に結合してしまう傾向が強いが、よほどの外れ値がないかぎり、多くの場合うまくいく方法である (Milligan, 1980)。

クラスター分析において、類似度の高い観察対象は逐次新しいクラスターを形成していくので、原理的にはいくらかでも細かく分類できる。本来の母集団におけるクラスター数を推定する適当な方法については一般的な合意が得られているとは思えないが、本論文では疑似 t^2 統計量を用いてクラスター数の決定をおこなった。この統計量は最後に結合した二つのクラスターの分離度合いを示し、クラスター数の増加にともないこの量が激減したクラスター数が、クラスター数のもっとも有効な指針のひとつとなる (SAS Institute Inc., 1985)。ただし、この統計量が t^2 分布に厳密に従うのは、観察対象を無作為にクラスターに所属させた場合のみであり、実際にはこのようなことをおこなうクラスター法はない。したがって、クラスター数の増加に伴い疑似 t^2 統計量が激減するクラスター数と、クラスター構造をもつ母集団の実際のクラスター数が等しくなることは確かに期待されるが、この統計量の絶対的な値で母集団のクラスター数に関する統計的検定をすることはできない。観察対象間の総分散が違う分析間で距離を比較するため、個々の距離を総分散で補正した値を1から引いた値の平方根にあたる予測値 (Prediction ratio) を軸にして観察対象間の類似度関係を樹状図にした。等しい予測値で分割されたクラスター間の違いは、異なる

分析間で、ほぼ同じ程度となる。

なお、疑似 t^2 統計量によって示された適当なクラスター数に分割した各クラスターに便宜上、適当に番号（クラスター1、クラスター2、・・・）をつけた。このクラスター番号はあくまで便宜的に数字を用いただけであって、その大小には意味がない。

「個々の分類群の花を利用する訪花昆虫群集を観察対象」とすると書いたがどのような花の分類群を単位にしてひとつの観察対象とするかは重要な問題である。調査時には花の種類を区別しているのでもっとも細かくは同じ種類の花で採集された訪花昆虫群集をひとつの観察対象として解析可能である。しかし、個々の観察対象に含まれる採集個体数が多い方が分析精度は高くなる。もしも、花と昆虫の共進化関係が花が科ごとに分化する以前にほとんど決まっていたならば、同じ科の花で採集された訪花昆虫をまとめてひとつの群集とみなし、これを観察対象とした方が適当であろう。そこで、まずは、花の科ごとにまとめた訪花昆虫群集を考えた解析をおこない、ついで、花の種ごとの訪花昆虫群集を考えた解析をおこない両者の結果を比較することにした。

同様の問題がデータ変量として構成比を求める際の昆虫の分類のレベルをどのようにするかについても生じる。本論文では、昆虫については、目レベル、科レベル、種レベルの3レベルでそれぞれ構成比率を計算して、分析することにした。ただし、科レベルの解析では、採集個体数の少なかった（2-2-1参照）クモ、カゲロウ、カワゲラ、シリアゲムシ、直翅、毛翅の各目は目全体を合わせた構成比を用い、採集個体数が多く、送粉者として重要なグループである可能性の高い膜翅目は亜科に分類した構成比を用いた。

解析のための計算は、1992年に京都大学計算機センターのFACOMを用いて、SASのクラスター・プロシジャーを用いておこなった（SAS Institute Inc., 1985）。芦生の調査で採集された総個体数2459個体、715種のうち、この解析をおこなった時点での標本確認で、標本の損壊などの理

由で同定確認が困難であった88個体を除く2371個体686種を解析に用いた。これによって、観察対象の数は、花の科ごとにまとめた場合には38科、花の種別に見た場合には91種となった。データ変数の数は、目別の場合、昆虫11目とクモ目で12変数（ザトウムシ目1種1個体の未同定データが記録されているが、標本の確認がこの解析をおこなう時点で、できなかったのを削除した）、科別の場合（上記のように一部は亜科、一部は目）、130変数、種ごとの場合686変数となった。観察対象の分け方が2通りでデータ変数の取り方が3通りあるので、全部で6通りの解析をおこなった。

（2）結果・考察

花の科ごとの訪花昆虫群集を昆虫の目別構成比でクラスター分析した場合、疑似 t^2 統計量はクラスター数1からクラスター数2にかけて激減し、その後、4にいたるまで増加し、5以降、緩やかに減少する（図2-10(a)）。このことから、2クラスターに分けるのが適当と考えらる。2クラスターには、タデ科（Polygonaceae）、セリ科（Umbelliferae）、ブドウ科（Vitaceae）、スイカズラ科（Caprifoliaceae）などの20科からなるクラスター1とシソ科（Labiatae）、ユリ科（Liliaceae）、トチノキ科（Hippocastaceae）、ツリフネソウ科（Balsaminacea）、リンドウ科（Gentianacea）など18科からなるクラスター2に予測値約0.6で分かれた（図2-10(b)）。

花の科ごとの訪花昆虫群集を昆虫の科別構成比でクラスター分析した場合、疑似 t^2 統計量はクラスター数3で激減し、その後、ほとんど変化しない。したがって、ほぼ確実に3クラスターに分けるのがよいと考えられる（図2-11(a)）。3クラスターにはユリ科（Liliaceae）、トチノキ科（Hippocastaceae）、ツリフネソウ科（Balsaminacea）、リンドウ科（Gentianacea）など8科からなるクラスター1と、タデ科（Polygonaceae）、セリ科（Umbelliferae）、ブドウ科（Vitaceae）、スイカズラ科（Caprifoliaceae）などの24科からなるクラスター2と、シソ科

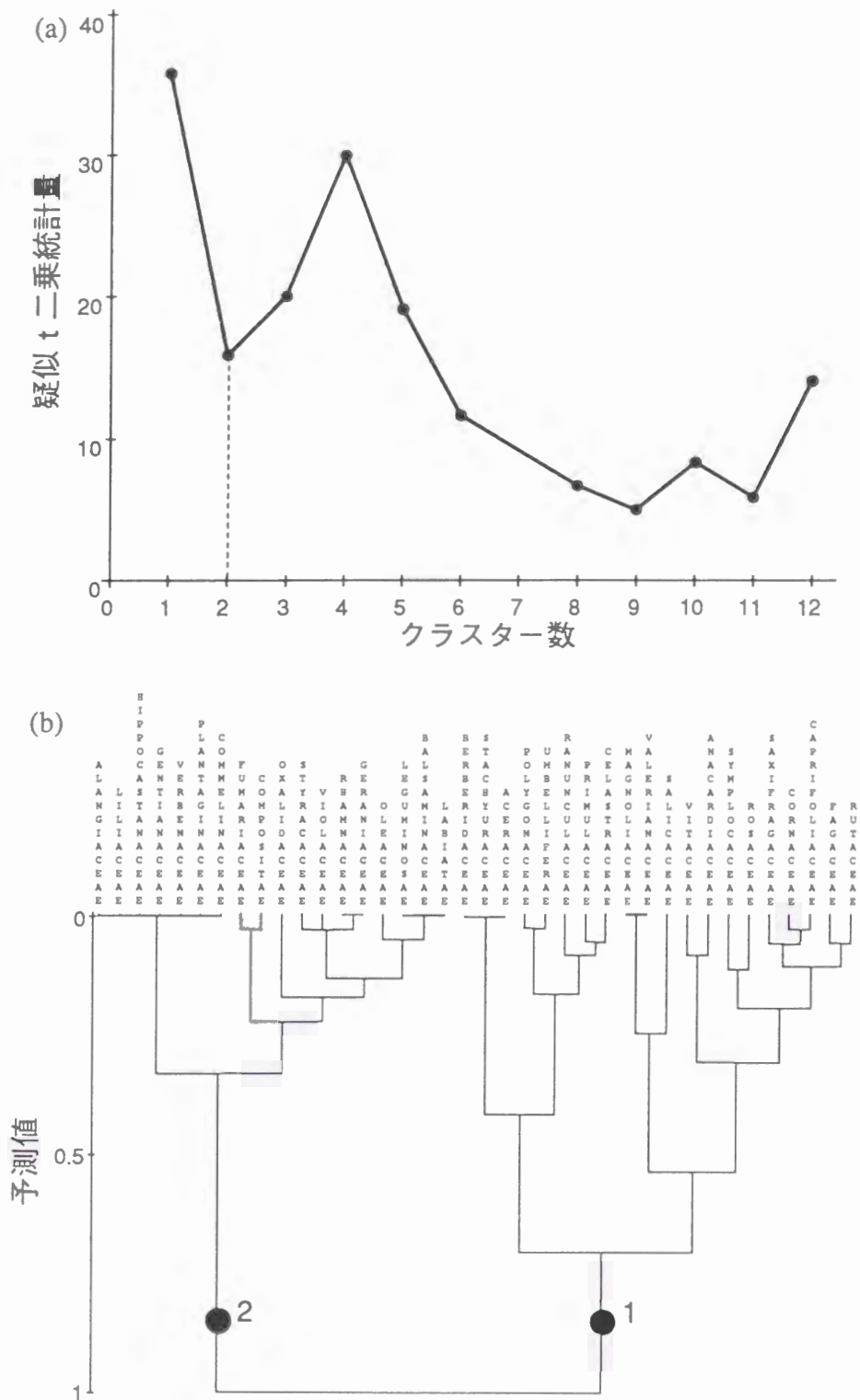


図 2-10. 芦生で採集した花の科ごとの訪花昆虫群集を昆虫の目別構成比でクラスター分析した結果。クラスター数の増加にともなう疑似 t^2 統計量の変化から、2クラスターに分けるのが適当と考えられる(a)。2クラスターには、20科からなるクラスター1と、18科からなるクラスター2とに分かれた(b)。

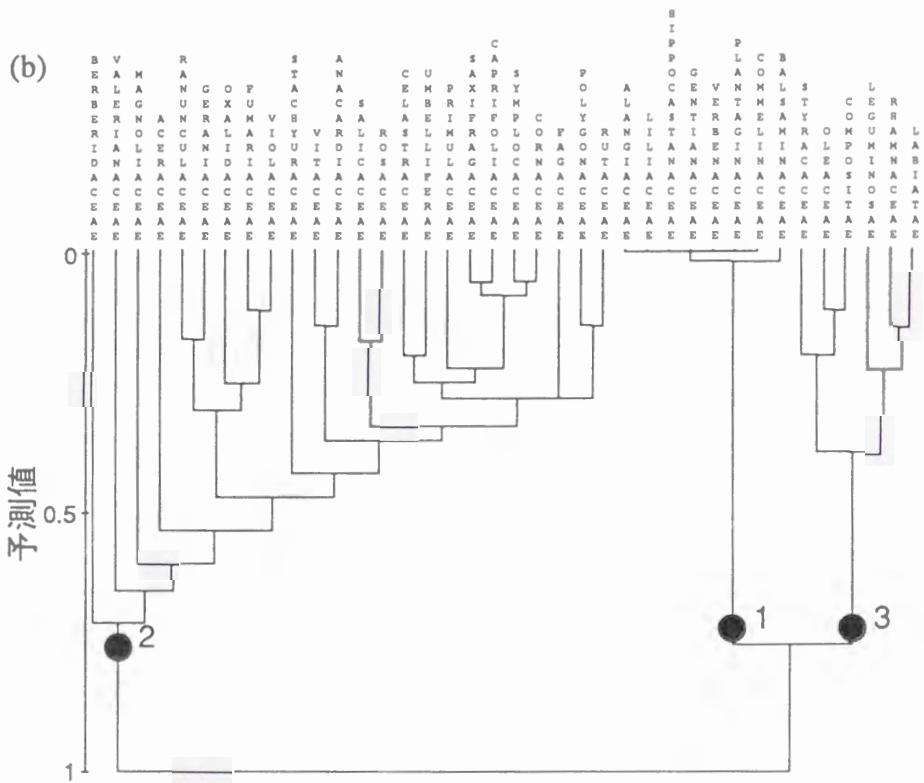
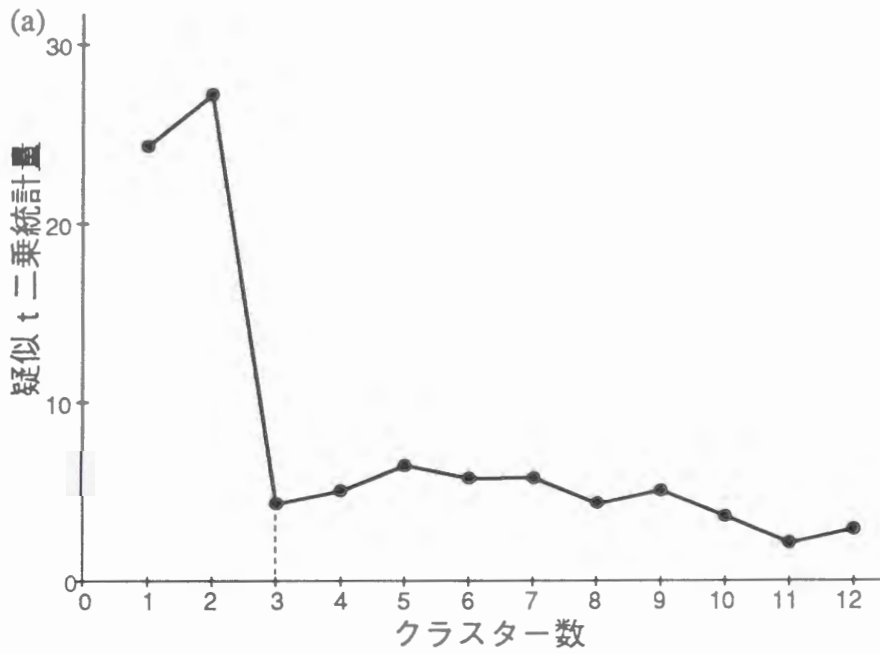


図 2-11. 芦生で採集した花の科ごとの訪花昆虫群集を昆虫の科別構成比でクラスター分析した結果。クラスター数の増加にともなう疑似 t^2 統計量の変化から、3クラスターに分けるのが適当と考えられる(a)。3クラスターには、8科からなるクラスター1と、24科からなるクラスター2、6科からなるクラスター3に分かれた(b)。

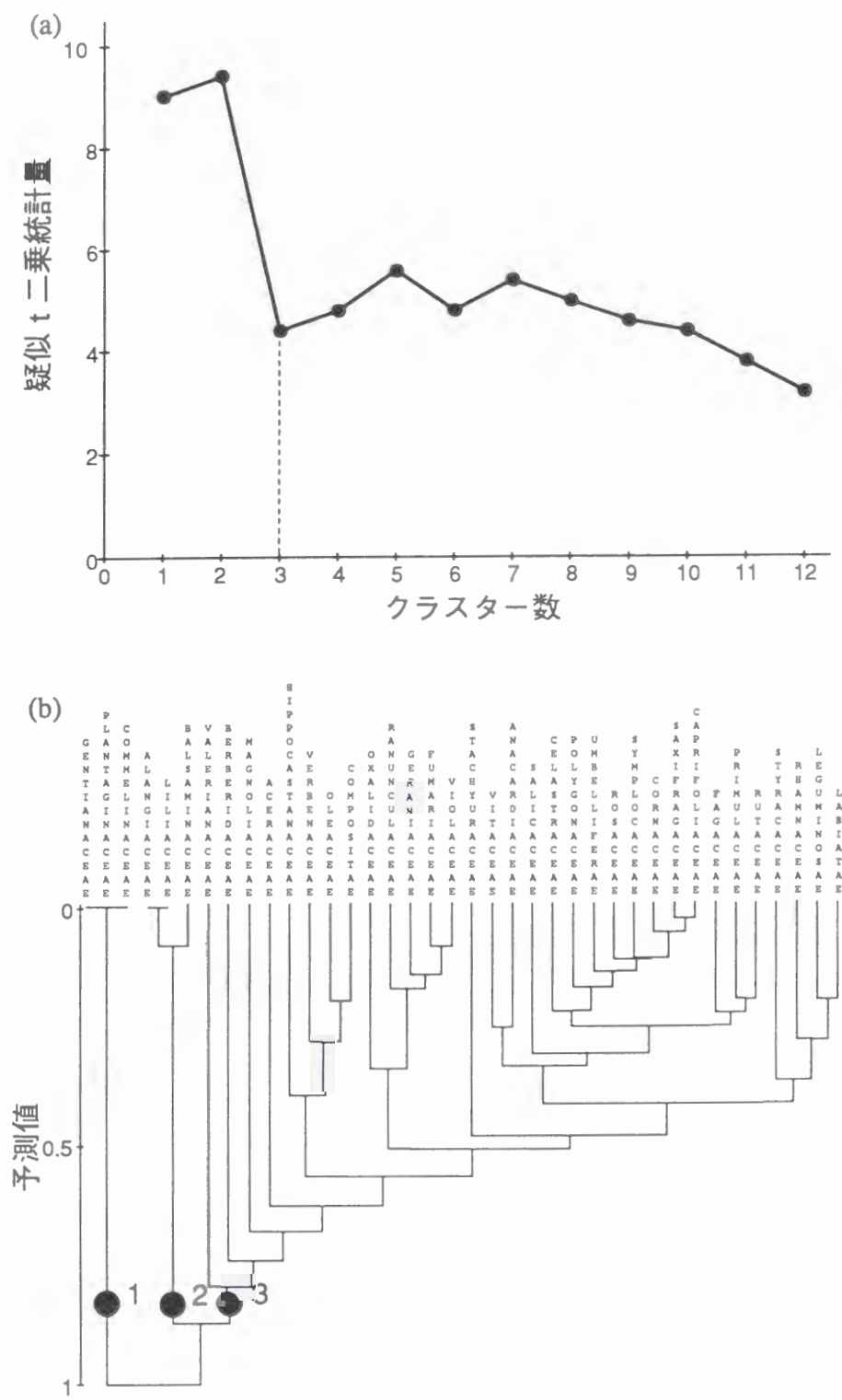


図 2-12. 芦生で採集した花の科ごとの訪花昆虫群集を昆虫の種別構成比でクラスター分析した結果。クラスター数の増加にともなう疑似 t^2 統計量の変化から、3クラスターに分けるのが適当と考えられる(a)。3クラスターには、3科からなるクラスター1と、3科からなるクラスター2、32科からなるクラスター3に分かれた(b)。

(Labiatae)、キク科 (Compositae) など6科からなるクラスター3とに、予測値約0.7で分かれた (図2-11(b))。クラスター1に属する8科はとりわけ類似度が高く、分離の予測率は0.1以下である。逆にクラスター2の内部は連続的に分割可能な小クラスターを含み得るような相互関係にある。

花の科ごとの訪花昆虫群集を昆虫の種別構成比でクラスター分析した場合、疑似 t^2 統計量は、科別構成比で分析した場合と同様に、クラスター数3で激減し、その後、ほとんど変化しない。したがって、ほぼ確実に3クラスターに分けるのがよいと考えられる (図2-12(a))。クラスターの分かれ方は科別の分析の場合とは異なり、リンドウ科 (Gentianaceae) など3科からなるクラスター1と、ユリ科 (Liliaceae)、ツリフネソウ科 (Balsaminaceae) など3科からなるクラスター2とトチノキ科 (Hippocastaceae)、タデ科 (Polygonaceae)、セリ科 (Umbellifecae)、ブドウ科 (Vitaceae)、スイカズラ科 (Caprifoliaceae) などの32科からなるクラスター3に予測値約0.8で分かれた (図2-12(b))。クラスター1と2はそれぞれによくまとまったクラスターであるが、クラスター3の内部は連続的な階層構造を持つ可能性があると思われる。

花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の目別構成比でクラスター分析した場合、疑似 t^2 統計量はクラスター数1からクラスター数2にかけて激減する (図2-13(a))。このことから2クラスターに分けるのが適当と考えられる。2クラスターには、トチノキ (Aes1、トチノキ科)、キツリフネ (Imp1、ツリフネソウ科)、ツリフネソウ (Imp2、ツリフネソウ科)、ツルリンドウ (Trip、リンドウ科)、アキチョウジ (Rab1、シソ科)、クロバナヒキオコシ (Rab2、シソ科)、カガノアザミ (Cir2、キク科) など46種からなるクラスター1と、タニウツギ (Wei、スイカズラ科)、ノブドウ (Ampe、ブドウ科)、ミゾソバ (Per4、タデ科) など45種からなるクラスター2に予測値約0.6で分かれた (図2-13(b))。便宜的に付けたクラスター番号をちょうど逆に読みかえれば、基本的には、花の科ごと

の群集を目別構成比で分析した場合と同じように分かれているといえる。

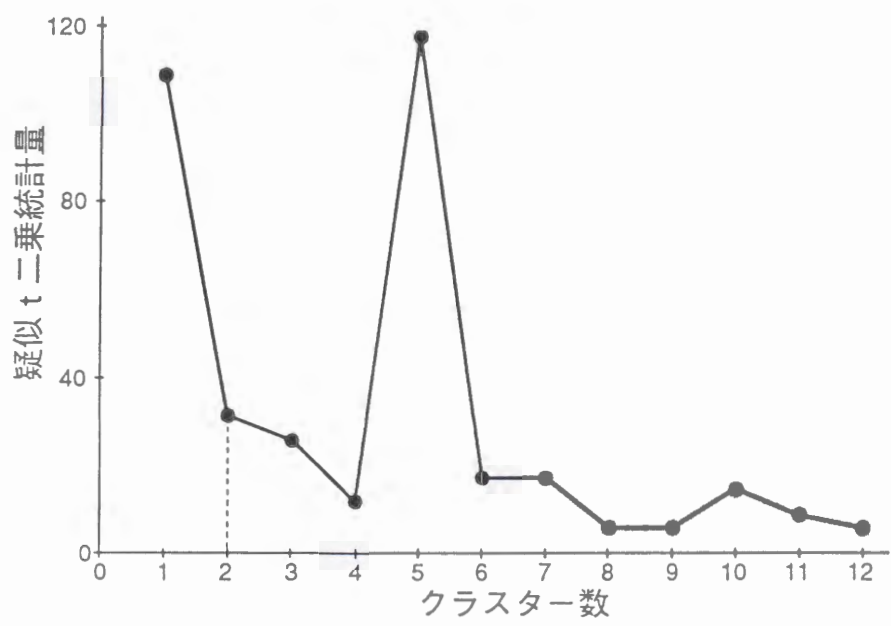


図 2-13(a). 芦生で採集した花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の目別構成比でクラスター分析した結果をクラスター数の増加に伴う疑似 t^2 統計量の変化で示す。この図から、2 クラスターに分けるのが適当と考えられる。

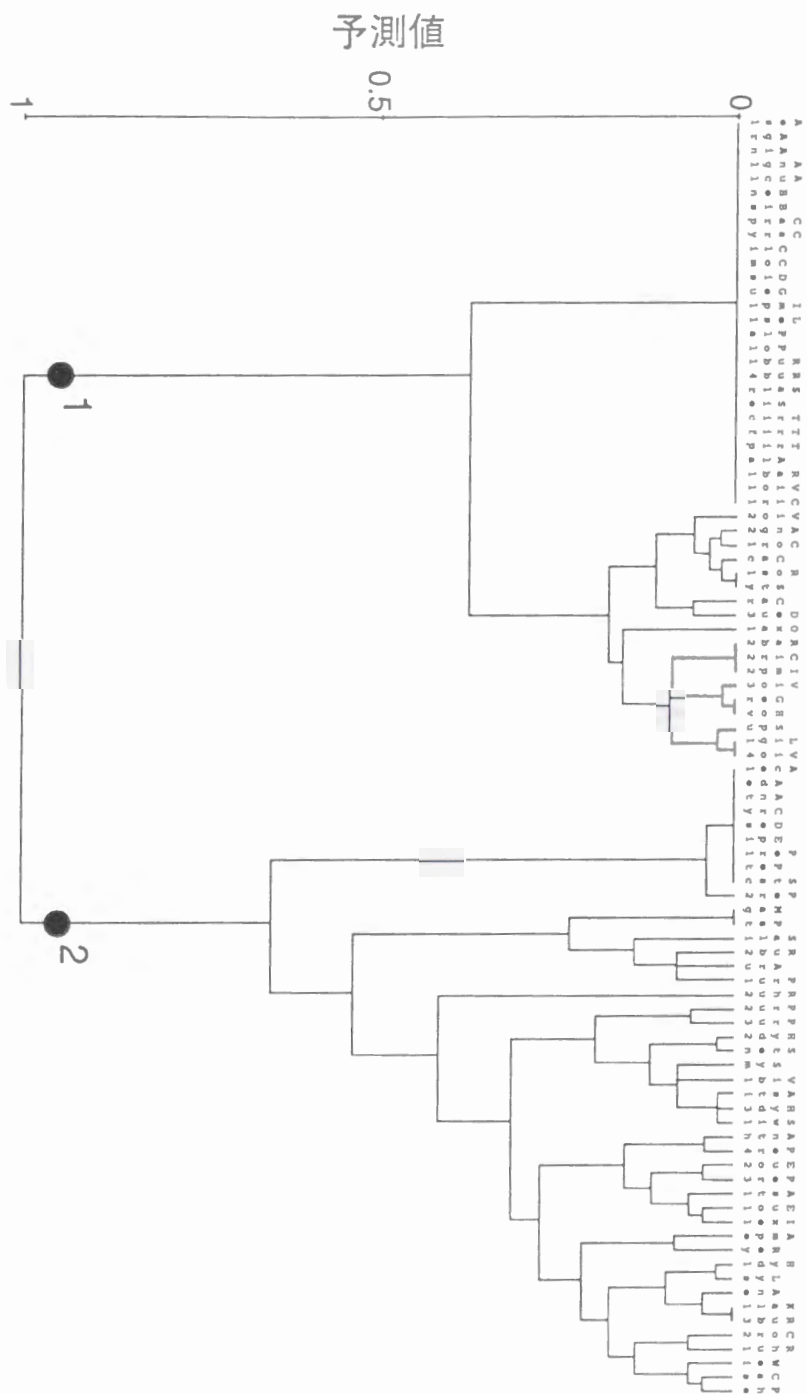


図 2-13(b). 芦生で採集した花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の目別構成比でクラスタ分析した結果を示す樹上関係図。2 クラスタには、46 種からなるクラスタ 1 と、45 種からなるクラスタ 2 に分かれた。図中で、花の種を表している花コードについては表 2-1 参照。

花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の科別構成比でクラスター分析した場合、疑似 t^2 統計量はクラスター数1からクラスター数2にかけて激減し、その後は余り変化しない（図2-14(a)）。このことから2クラスターに分けるのが適当と考えられる。2クラスターにはトチノキ（Aes1、トチノキ科）、キツリフネ（Imp1、ツリフネソウ科）、ツリフネソウ（Imp2、ツリフネソウ科）、ツルリンドウ（Trip、リンドウ科）、アキチョウジ（Rab1、シソ科）、カガノアザミ（Cir2、キク科）など22種からなるクラスター1とクロバナヒキオコシ（Rab2、シソ科）、シャク（Ant、セリ科）、タニウツギ（Wei、スイカズラ科）、ノブドウ（Ampe、ブドウ科）、ミゾソバ（Per4、タデ科）など69種からなるクラスター2に予測値約0.8で分かれた（図2-14(b)）。花の科ごとの群集を科別構成比で分けた場合と比べると、分割クラスター数が異なるが、花の科ごとの解析でクラスター1に入った科に含まれる種は花の種ごとの分析でもクラスター1に、花の科ごとの解析でクラスター2に入った科に含まれる種は、花の種ごと

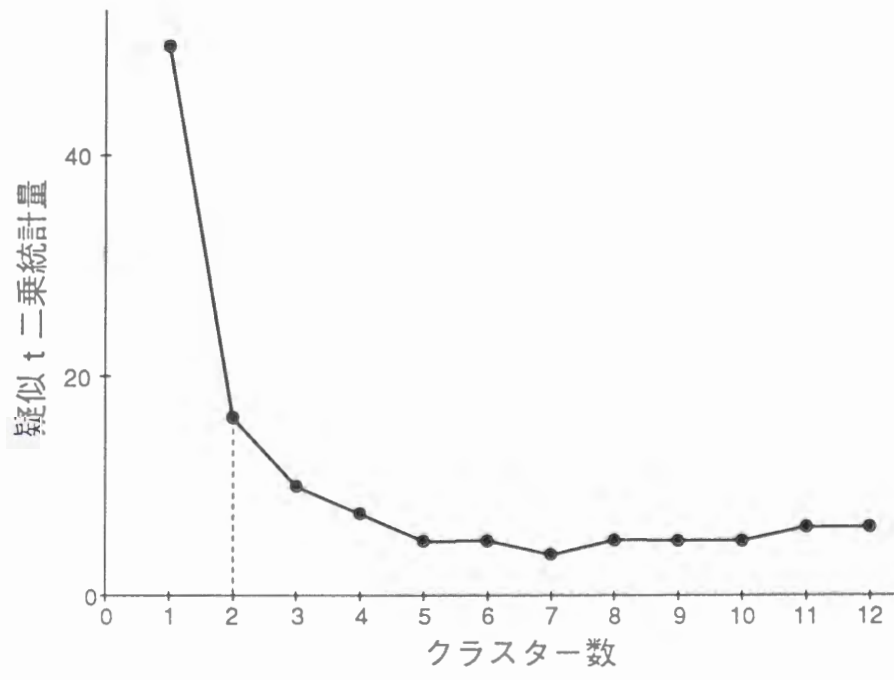


図2-14(a). 芦生で採集した花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の科別構成比でクラスター分析した結果をクラスター数の増加にともなう疑似 t^2 統計量の変化で示す。この図から、2クラスターに分けるのが適当と考えられる。

の分析でもクラスター2に、すべて入った。花の科ごとの解析でクラスター3に入った科に含まれる種は、花の種ごとの分析では両方のクラスターに分かれて入った。このことは、花の科ごとの解析でクラスター3に入った科の種には、科内になんらかの分化があることを示唆している。

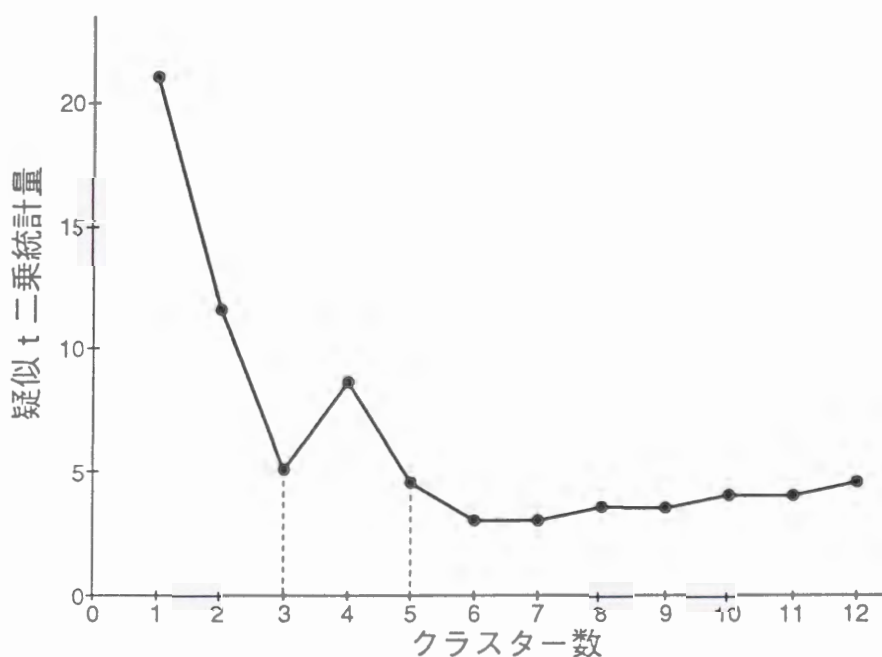


図 2-15(a). 芦生で採集した花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の種別構成比でクラスター分析した結果をクラスター数の増加にともなう疑似 t^2 統計量の変化で示す。この図から、3または5クラスターに分けるのが適当と考えられる。

花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の種別構成比でクラスター分析した場合、疑似 t^2 統計量は基本的にはクラスター数の増加とともに徐々に減る傾向にあり、分離クラスター数を決めがたい（図 2-15(a)）。しかし、細かくみるとクラスター数3で極小値をとり、4で極大値をとる。そこで、3クラスターに分けた場合と、5クラスターに分けた場合をともに考えてみることにする。3クラスターに分けた場合は、トチノキ（Aes1、トチノ

キ科)、ツルリンドウ (Trip、リンドウ科)、アキチョウジ (Rab1、シソ科)、カガノアザミ (Cir2、キク科) など16種からなるクラスター1 とキツリフネ (Imp1、ツリフネソウ科)、ツリフネソウ (Imp2、ツリフネソウ科) など9種からなるクラスター2 とクロバナヒキオコシ (Rab2、シソ科)、シャク (Ant、セリ科)、タニウツギ (Wei、スイカズラ科)、ノブドウ (Ampe、ブドウ科)、ミゾソバ (Per4、タデ科) など66種からなるクラスター3に分かれる (図2-15(b))。5クラスターに分ける場合は、クラスター1 とクラスター3がそれぞれ2つになる。この樹上図は花の科ごとの群集を種別構成比で分けた場合 (図2-12(b)) のものと形はよくにているが、よくみるとあまり適当な関連がついていない。5クラスターに分けるのがよいか、3クラスターに分けるのがよいかについては、次節の正準判別分析によって検討する。

2-2-3. 植物別訪花昆虫群集に関する正準判別分析

(1) 方法

クラスター分析は変量の類似度にもとづいて、観察対象のグループ分けをおこなうが、その過程で具体的にどのような変量が類似しているのかという情報が脱落する。正準判別分析は、主成分分析と正準相関に関わる次元縮小法で、あらかじめ複数のグループに分類されている観察対象について、複数の定量的データ変量のグループ間分散をもっともよく要約する正準変数 (もとのデータ変量の線形結合) を、ちょうど主成分が全分散を要約するようにして、抽出する (SAS Institute Inc., 1985)。クラスター分析によって分類されたグループ間分散を最大にするように、すなわち、クラスター分析で得たクラスター番号を外部分類変数として、正準判別分析をおこなうことで、クラスター間の分離の仕方をより明確にすることにした。

主成分分析をおこなった場合と異なり、クラスター分析で得たクラス

ター番号を分類変数として正準判別分析をおこなった場合は、第1、第2正準変数を座標軸とした平面上で、観察対象は必ずクラスターごとに集まる。したがって、この平面上で、クラスターごとに集まることは当然のことであって、同じクラスター番号の観察対象が1点に集まっても何の不思議もない。逆に、クラスター分析でクラスターに分け、そのクラスター間分散をもっともよく要約する平面上に投影しても異なるクラスターごとの観察対象が明瞭に分離しないならば、そのようなクラスター分けは不適當であるといえよう。主成分分析と同様に正準判別分析における正準変数もとのデータ変量と同数求めることができるが、通常は最初の2つを求めて平面上に観察対象を投影する。各正準変数を生成する際にもとのデータ変量にかかる係数を正準係数といい、主成分分析における相関行列と同様、その軸方向の分散に対する元のデータ変量の重要性を相対的に評価できる。なお、この分析における正準変数を判別関数と呼ぶこともあるが、各グループが多変量正規分布に従っているとの仮定のもとに、一般化平方距離の測度を用いて作成した線形判別関数とはまったく別のものである。

クラスター分析をおこなったのと同じデータで、花の科ごとの群集、花の種ごとの群集を観察対象とし、クラスター分析で得られたクラスター番号を分類変数として、目、科、種の3通りのレベルでの昆虫の構成比をデータ変量とした正準判別分析をおこなった（2-2-2参照）。解析のための計算は、1992年に京都大学計算機センターのFACOMを用いて、SASのCANDISCプロシジャーを用いておこなった（SAS Institute Inc., 1985）。原則として正準係数の絶対値が0.3以上のデータ変量を考察の対象とし、第1、第2正準変数による座標平面上での分散を考察した。正準変数による座標平面上の散布図には、原則として正準係数の絶対値が0.4以上のものを書いた。

(2) 結果・考察

花の科ごとの訪花昆虫群集を昆虫の目別構成比でクラスター分析した場合、2つのクラスターに分かれた（2-2-2（2）参照）。各観察対象を第1、第2正準変数による座標平面上にクラスター番号で示すと、図2-16のように右側にクラスター1が、左側にクラスター2が集まり、

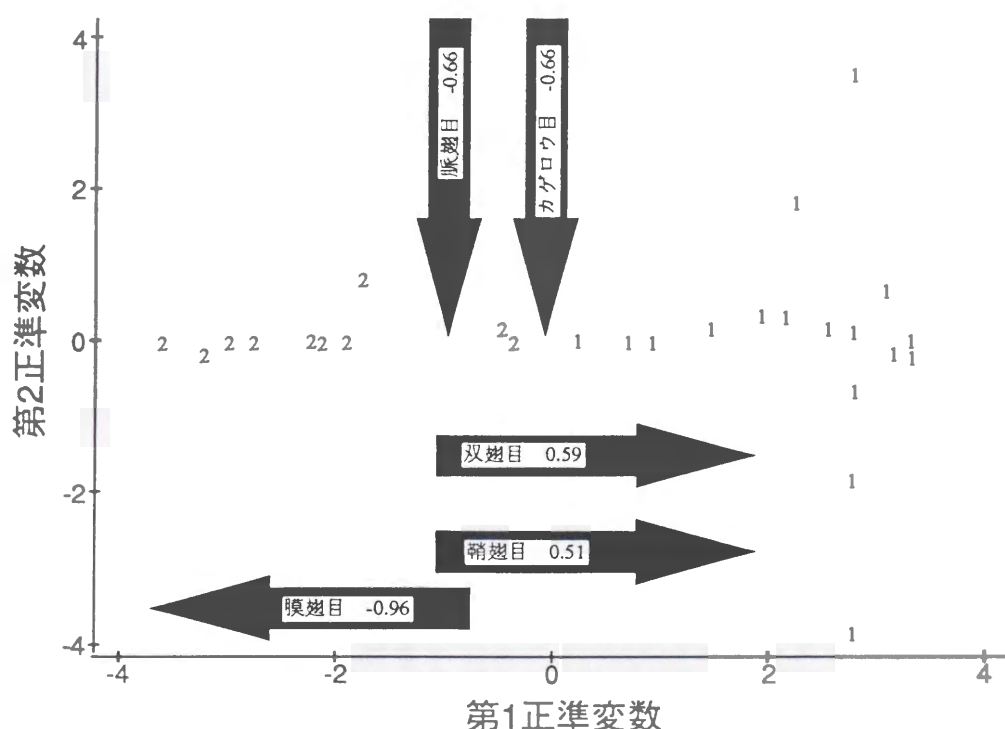


図2-16. 芦生で採集した花の科ごとの訪花昆虫群集を昆虫の目別構成比でクラスター分析すると2クラスターに分かれた(図2-10参照)。この分類レベルでクラスター番号を分類変数として正準判別分析した結果を、第1、第2正準変数による座標平面上に各花の科をクラスター番号で示すことで表す。絶対値が0.4以上の正準係数を図中に矢印で示す。詳細本文。

両者の間に重なりはないが、いずれも、横方向にはかなり散らばっており、それほど明瞭には分離していない。クラスター1は縦方向にもかなりの分散を持つが、クラスター2は縦方向にはほとんど散らばっていない。正準係数の絶対値は、第1正準変数（横軸）では膜翅目（-0.95）、双翅目（0.59）、鞘翅目（0.51）、鱗翅目（0.37）、半翅目（0.34）で高く、第2

正準変数（縦軸）ではカゲロウ目（-0.66）と脈翅目（-0.66）で高い（表 2－4、図 2－16）。すなわち、横軸は主要な訪花性昆虫を含む 5 目と高い相関があり、そのうち、膜翅目についてだけ、残りの 4 目と逆の相関を持つと考えられる。縦軸は捕食者を主体とした 2 目と高い相関があると考えられる。以上から、クラスター 1 の花の科（タデ科、セリ科、ブドウ科、スイカズラ科など）は、膜翅目以外の訪花性昆虫が多く、科によって捕食者の構成比率が大きく異なるが、クラスター 2 の花の科（シソ科、ユリ科、トチノキ科、ツリフネソウ科、リンドウ科など）は膜翅目が多く、捕食者の構成比率があまり変わらない（現実には、ほとんど 0）と考えられる。

表 2－4. 芦生の花の科別の訪花昆虫群集を昆虫の目別構成比で 2 クラスターに分けた場合の正準係数。詳細本文。

	第 1 正準係数	第 2 正準係数
真性クモ目	0.2664	0.0092
カゲロウ目	0.1668	-0.6556
カワゲラ目	0.2367	0.0087
直翅目	-0.1122	-0.0043
半翅目	0.3354	0.0124
脈翅目	0.1668	-0.6556
長翅目	0.2206	0.0076
毛翅目	0.2386	0.0094
鱗翅目	0.3688	0.0138
双翅目	0.5917	0.0273
鞘翅目	0.5155	0.0231
膜翅目	-0.9585	-0.0416

花の科ごとの訪花昆虫群集を昆虫の科別構成比でクラスター分析した場合、3つのクラスターに分かれた（2－2－2（2）参照）。各観察対象を第 1、第 2 正準変数による座標平面上にクラスター番号で示すと、図 2－17 のようにクラスター 1 は左下に集まり、クラスター 2 は右よりの 1 点に集まり、クラスター 3 は左上に集まる。クラスター 2 の 24 科はほぼ完全に一点に集まり、クラスター 1、クラスター 3 もそれぞれ、わずかにはずれる 1 科ずつをのぞき一点に集まるので、きわめて明瞭に分離できるといえよう。正準係数の絶対値は、第 1 正準変数ではマルハナバチ亜科で -0.89、第 2 正準変数ではミツバチ亜科で 0.49、マルハナバチ亜科で -0.40 となり、それ以外は絶対値 0.4 以下であった（図 2－17）。カミキリムシ科（第 1：0.34）、ジョウカイボン科（第 1：0.31）、ハナアブ科（第 2：0.33）などの正準係数も比較的大きいが先のミツバチ科の 2 亜科に比べる

とずいぶん小さい（表 2－5）。すなわち、科別構成比によるクラスター分けは、マルハナバチとミツバチというミツバチ科の2亜科の構成比によってほぼ決まっており、クラスター1（ユリ科、トチノキ科、ツリフネソウ科、リンドウ科など）はマルハナバチがもっとも多く、クラスター2（タデ科、セリ科、ブドウ科、スイカズラ科など）はマルハナバチが少なく、クラスター3（シソ科、キク科など）はマルハナバチも比較的多いがむしろミツバチが多いと考えられる。

表 2－6. 芦生の花の種別の訪花昆虫群集を昆虫の目別構成比で2クラスターに分けた場合の正準係数。詳細本文。

	第1正準係数	第2正準係数
真性クモ目	0.2386	0.0100
カゲロウ目	0.1166	-0.9610
カワゲラ目	0.1735	0.0070
直翅目	0.0089	0.0005
半翅目	0.2638	0.0113
脈翅目	0.1166	-0.9610
長翅目	0.0600	0.0027
毛翅目	0.1809	0.0074
鱗翅目	0.2494	0.0112
双翅目	0.7049	0.0324
鞘翅目	0.4731	0.0211
膜翅目	-0.9885	-0.0412

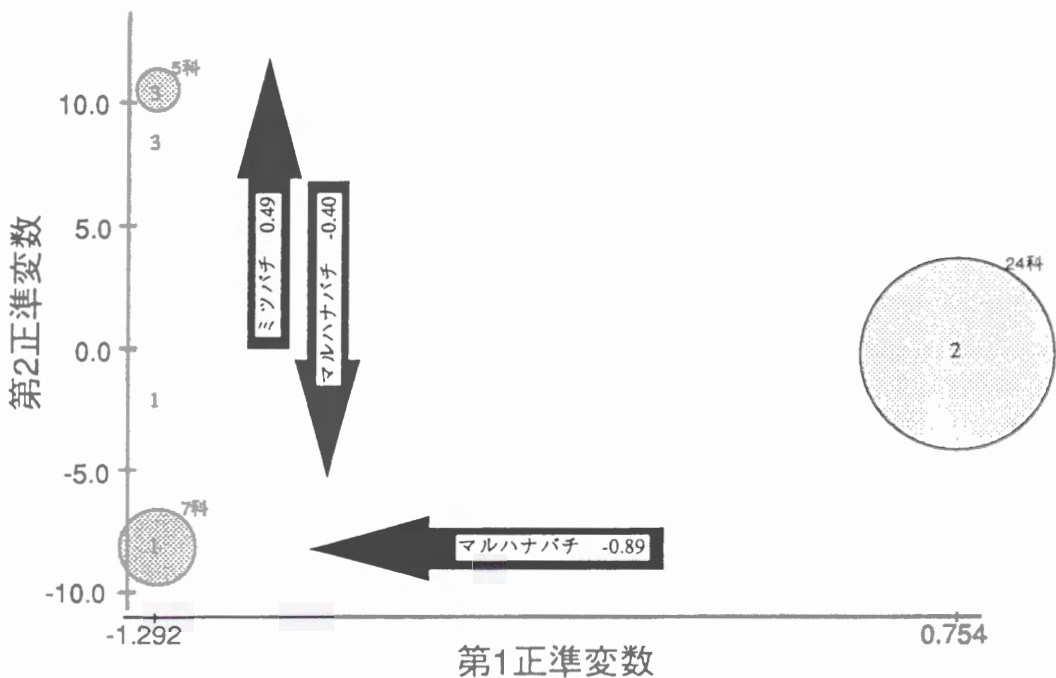


図 2－17. 芦生で採集した花の科ごとの訪花昆虫群集を昆虫の科別構成比でクラスター分析すると3クラスターに分かれた（図 2－11 参照）。この分類レベルでクラスター番号を分類変数として正準判別分析した結果を、第1、第2正準変数による座標平面上に各花の科をクラスター番号で示すことで表す。図中の丸は、ほぼ同じ点に複数の科が集まることを意味し、丸の肩にその丸のほぼ中央に集まる科数を示す。絶対値が0.4以上の正準係数を図中に矢印で示す。詳細本文。

花の科ごとの訪花昆虫群集を昆虫の種別構成比でクラスター分析した場合、3つのクラスターに分かれた（2-2-2（2）参照）。各観察対象を第1、第2正準変数による座標平面上にクラスター番号で示すと、図2-18のようにクラスター1は左下に、クラスター2は右下に集まる。

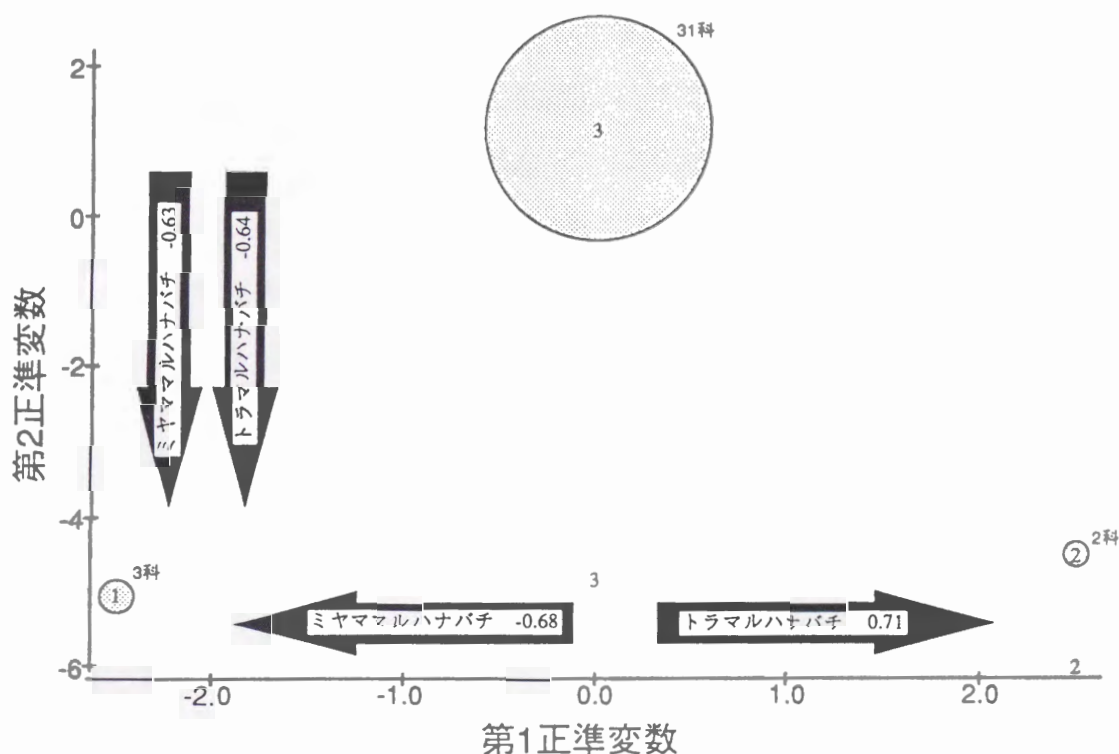


図2-18. 芦生で採集した花の科ごとの訪花昆虫群集を昆虫の種別構成比でクラスター分析すると3クラスターに分かれた(図2-12参照)。この分類レベルでクラスター番号を分類変数として正準判別分析した結果を、第1、第2正準変数による座標平面上に各花の科をクラスター番号で示すことで表す。図中の丸は、ほぼ同じ点に複数の科が集まることを意味し、丸の肩にその丸のほぼ中央に集まる科数を示す。絶対値が0.4以上の正準係数を図中に矢印で示す。詳細本文。

クラスター3の大部分は、中央上部に集まり、1科（クマツヅラ科 Verbenaceae、カリガネソウ *Caryopteris divaricata* 1種でトラマルハナバチ *Bombus diversus* とミヤママルハナバチ *Bombus honshuensis* 各1個体採集）のみが中央下部に位置する。採集個体数の少ないクマツヅラ科を除いて考

えれば、花の科ごとの群集分析の中でもっともきれいに分離しているのが、この種別構成比による分析であるといえよう。正準係数の絶対値は、第1正準変数ではミヤママルハナバチ (-0.68) とトラマルハナバチ (0.71) で大きく、第2正準変数でもミヤママルハナバチ (-0.63) とトラマルハナバチ (-0.64) で大きい (図2-18)。他の684種にかかる正準係数はいずれの正準変数に対しても0.3以下である。すなわち、花の科ごとの群集を昆虫の種別構成でクラスター分けした場合、ほとんど、ミヤママルハナバチとトラマルハナバチの2種の構成比だけでクラスター分けが決まっており、クラスター1 (リンドウ科など) はミヤママルハナバチが多く、クラスター2 (ユリ科、ツリフネソウ科など) はトラマルハナバチが多く、クラスター3 (トチノキ科、タデ科、セリ科、ブドウ科、スイカズラ科) などは、この2種のマルハナバチの構成比が少ないと考えられる。

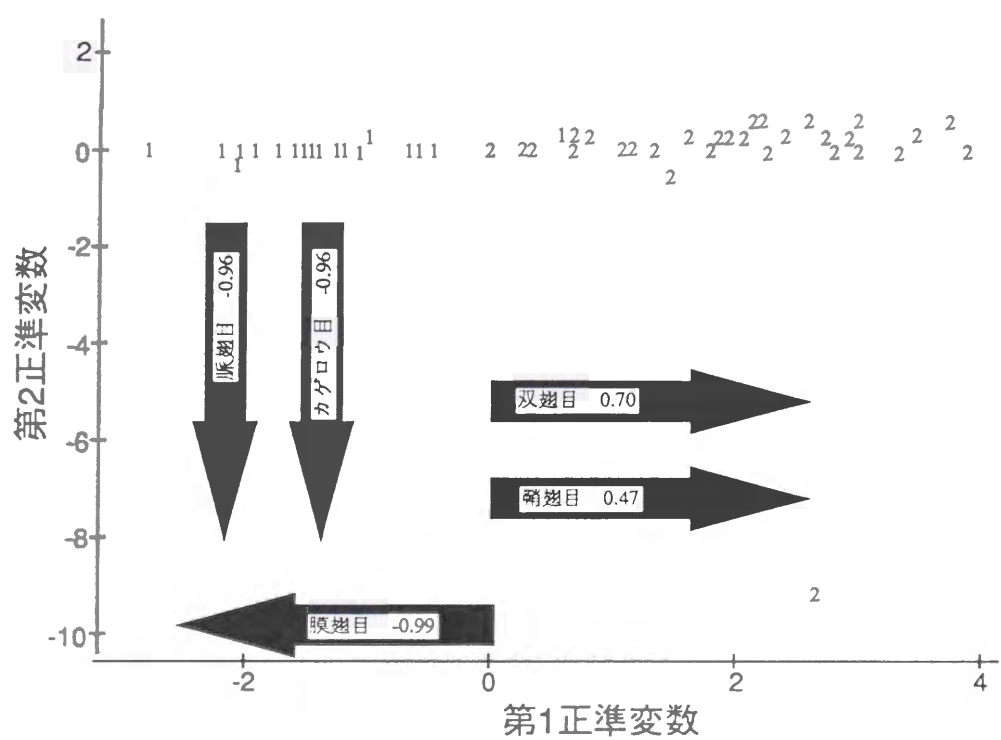


図2-19. 芦生で採集した花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の目別構成比でクラスター分析すると2クラスターに分かれた(図2-13参照)。この分類レベルでクラスター番号を分類変数として正準判別分析した結果を、第1、第2正準変数による座標平面上に各花の種をクラスター番号で示すことで表す。絶対値が0.4以上の正準係数を図中に矢印で示す。詳細本文。

花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の目別構成比でクラスター分析した場合、2つのクラスターに分かれた（2－2－2（2）参照）。各観察対象を第1、第2正準変数による座標平面上にクラスター番号で示すと、図2－19のように、右側にクラスター1が、左側にクラスター2が集まるが、両者は中央で重なり、明瞭には分離しない。したがって、このクラスター分けはあまり適当ではない。正準係数の絶対値は、第1正準変数では膜翅目（-0.99）で高く、第2正準変数ではカゲロウ目（-0.96）と脈翅目

表2－6． 芦生の花の種別の訪花昆虫群集を昆虫の目別構成比で2クラスターに分けた場合の正準係数。詳細本文。

	第1正準係数	第2正準係数
真性クモ目	0.2386	0.0100
カゲロウ目	0.1166	-0.9610
カワゲラ目	0.1735	0.0070
直翅目	0.0089	0.0005
半翅目	0.2638	0.0113
脈翅目	0.1166	-0.9610
長翅目	0.0600	0.0027
毛翅目	0.1809	0.0074
鱗翅目	0.2494	0.0112
双翅目	0.7049	0.0324
鞘翅目	0.4731	0.0211
膜翅目	-0.9885	-0.0412

（-0.96）で高い（図2－19、表2－6）。この傾向は基本的には花の科を昆虫の目別構成比で分析した場合と同様で、膜翅目の多少で基本的にクラスターを分けることはできるが、分離の不明瞭さはいっそう増し、昆虫の目レベルの構成比で訪花昆虫群集を分けることが不適切であることを示している。

花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の科別構成比でクラスター分析した場合、2つのクラスターに分かれた（2－2－2（2）参照）。各観察対象を第1、第2正準変数による座標平面上にクラスター番号で示すと、図2－20のように右側にクラスター1が、左側にクラスター2が集まる。両者の間に重なりはないが、クラスター2はかなりの横方向の分散を残している。ほとんどの分散は横軸の第1正準変数に要約されており、第2正準変数は、すべての花の種でほぼゼロである。正準係数の絶対値は、第1正準変数ではマルハナバチ亜科で高く（0.97）、それ以外の科は0.3以下であった。第2正準変数にはほとんど分散がないので正準係数を考えてもあまり意味がないが、いずれの科でも正準係数の絶対値は0.0001以下であっ

た。すなわち、花の種ごとの群集構成を2クラスターに分けたのは、ほとんど、マルハナバチの構成比による違いで、クラスター1（トチノキ、キツリフネ、ツリフネソウ、ツルリンドウ、アキチョウジ、カガノアザミなど）は、マルハナバチが多く（現実には50%以上）、クラスター2（クロバナヒキオコシ、シャク、タニウツギ、ノブドウ、ミゾソバなど）はマルハナバチが少ない（50%以下）と考えられる。ただし、クラスター2の内部には、かなり訪花昆虫群集構成が異なる種が含まれている可能性が高い。

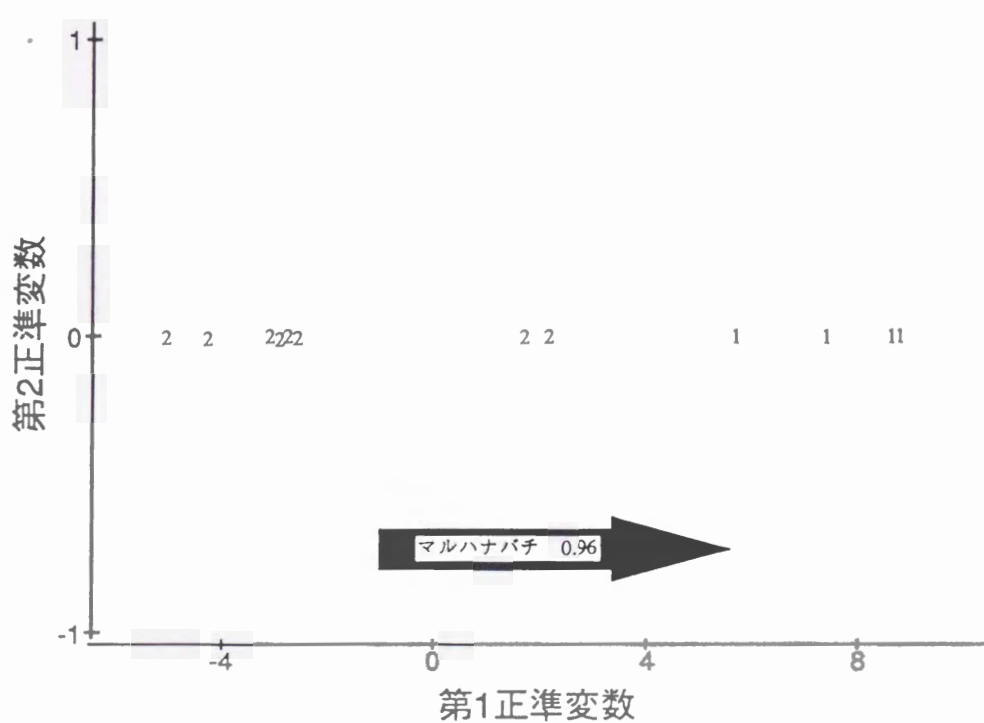


図2-20. 芦生で採集した花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の科別構成比でクラスター分析すると2クラスターに分かれた(図2-14参照)。この分類レベルでクラスター番号を分類変数として正準判別分析した結果を、第1、第2正準変数による座標平面上に各花の種をクラスター番号で示すことで表す。絶対値が0.4以上の正準係数を図中に矢印で示す。詳細本文。

花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の種別構成比でクラスター分析した場合、3つ、または、5つのクラスターに分かれた(2-2-2(2)参照)。各観察対象を第1、第2正準変数による座標平面上にクラスター番号で示すと、3つのクラスターに分けた場合、図2-21(a)のように右下にクラスター1、右上にクラスター2、左側にクラスター3と、互いに重なることなく分離する。クラスター1にはかなり分散があるが、3クラ

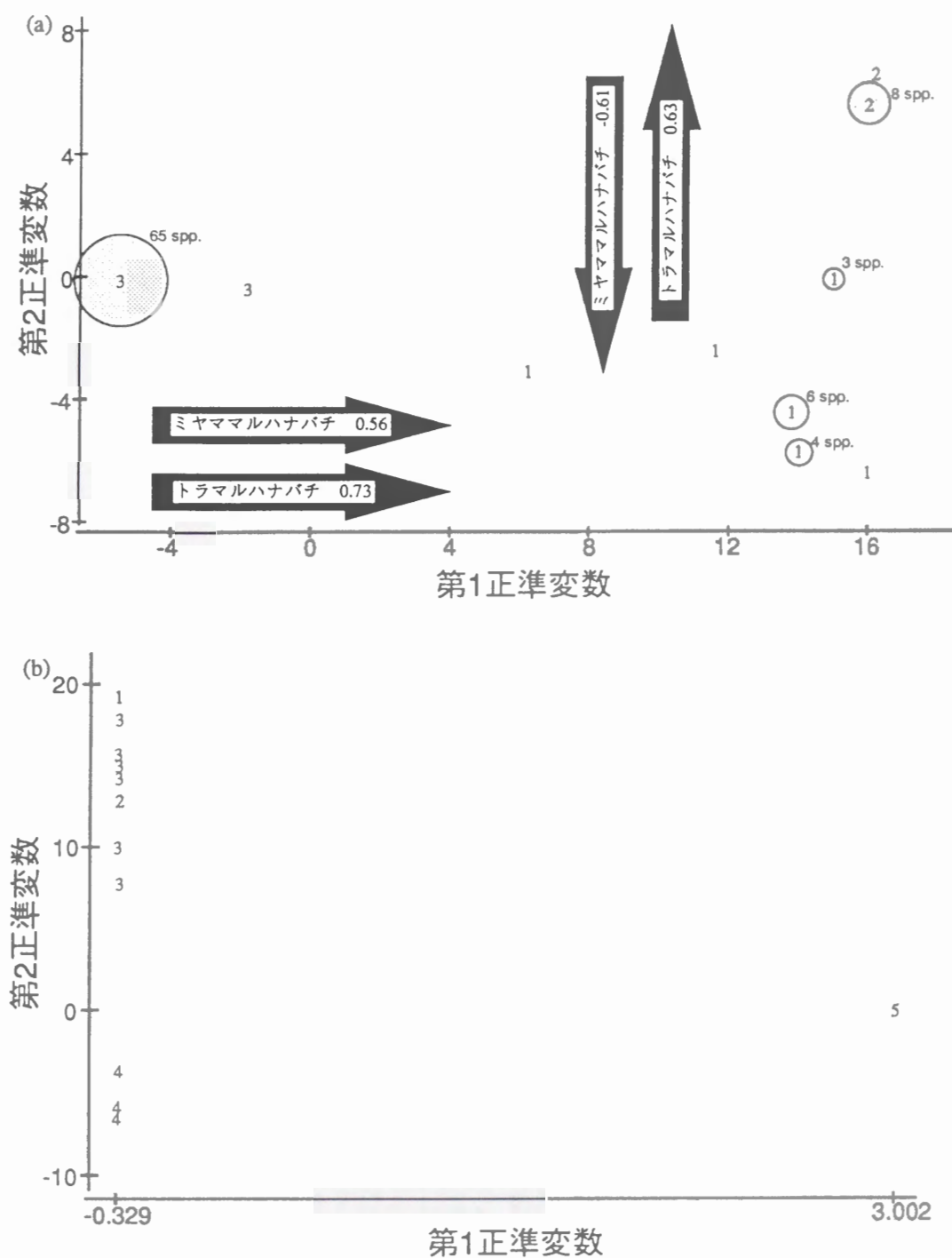


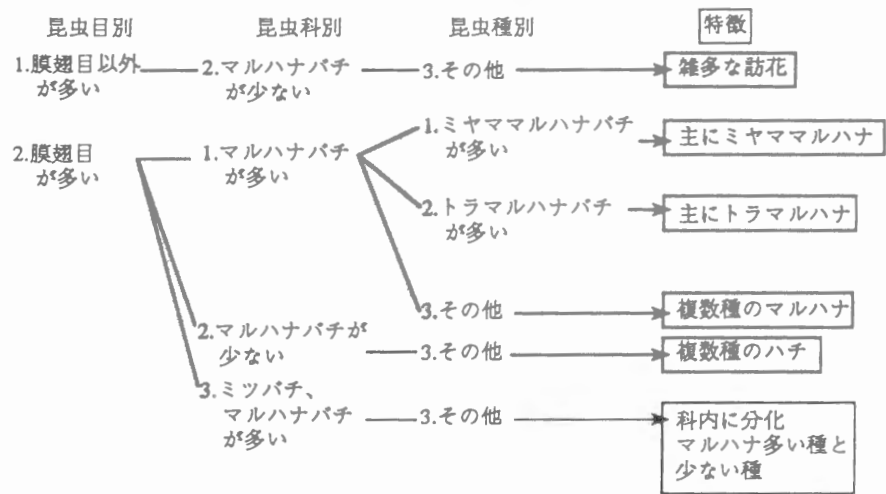
図 2-21. 芦生で採集した花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の種別構成比でクラスター分析すると 3 または 5 クラスターに分かれた (図 2-15 参照)。この分類レベルでクラスター番号を分類変数として正準判別分析した結果を、第 1、第 2 正準変数による座標平面上に各花の種をクラスター番号で示すことで表す。(a) は 3 クラスターに分けた場合で、図中の丸は、ほぼ同じ点に複数種が集まることを意味し、丸の肩にその丸のほぼ中央に集まる種数を示す。絶対値が 0.4 以上の正準係数を図中に矢印で示す。(b) は 5 クラスターに分けた場合で、クラスター間の分離が不明瞭で、5 クラスター分けるのが不適当であることを示す。詳細本文。

スターの分離は明瞭であり、このレベルの分析で3クラスターに分けるのが全解析の中でもっとも明確なクラスター分けであると思われる。これに対し、5クラスターに分けた場合には、図2-21(b)のようにクラスター1、クラスター2、クラスター3の3クラスターが左上にかたまり分離が不明瞭となる。クラスター分析の結果からは、5クラスターに分けるが、この正準判別分析の結果をあわせて考えると、5クラスターに分けるのは不適當であり、3クラスターに分ける方がよいと考えられる。以下、花の種ごと、昆虫の種別の解析結果は3クラスターに分けた場合のみ考える。正準係数の絶対値は、第1正準変数ではミヤママルハナバチ(0.56)とトラマルハナバチ(0.73)で高く、第2正準変数でもミヤママルハナバチ(-0.61)とトラマルハナバチ(0.63)で高い。他の684種の正準係数の絶対値はいずれも0.3以下であった。すなわち、このレベルでのクラスター分析で3クラスターに分かれたのは、主にミヤママルハナバチとトラマルハナバチの構成比によるもので、クラスター1(トチノキ、ツルリンドウ、アキチョウジなど)は、ミヤママルハナバチが多く、クラスター2(キツリフネ、ツリフネソウなど)は、トラマルハナバチが多く、クラスター3のクラスター(クロバナヒキオコシ、シャク、タニウツギ、ノブドウ、ミゾソバなど)は、この2種のマルハナバチが少ないと結論できる。

以上、各6通りの分析結果をまとめるために、それぞれの花の科、および、種に対して、昆虫の目レベル、科レベル、種レベルのクラスター分析の結果として得られた番号をこの順にならべた3桁のクラスター番号なるものを定義し、表2-7に示した。すなわち、たとえば、クラスター番号123とは、昆虫の目レベルの分析でクラスター1に入り、科レベルの分析でクラスター2に入り、種レベルの分析でクラスター3に入ったことを意味する。ほとんどの科の花でこのクラスター番号は123、211、212、213、223、233のいずれかになり、多くの種の花で111、112、223のいずれかになった。この3桁の番号に示される群集の特徴を正準判別分析の結果をふまえてまとめると、図2-22のように、

膜翅目、マルハナバチ亜科のトラマルハナバチとミヤママルハナバチの多少が、花の種ごとの訪花昆虫群集を特徴づけるのに重要な要因であり、花を科ごとにみた場合には、科内にマルハナバチの多い種と少ない種がある科（前節で述べた科内に分化のあることを示唆した科別構成比の分析でのクラスター3）があるために、見かけ上、分析結果が複雑になってしまうことが分かる。

(a) 花の科別の訪花昆虫群集クラスター番号



(b) 花の種別の訪花昆虫群集とクラスター番号

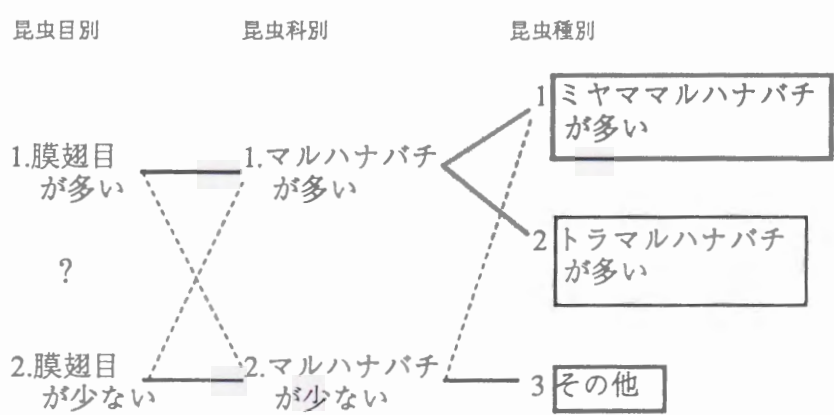


図 2-2 2. 芦生で採集した訪花昆虫群集に関する多変量分析の結果のまとめ。(a)は花の科ごとの訪花昆虫群集を分析した場合の各クラスター番号のクラスターの特徴を示し、(b)は花の種ごとの訪花昆虫群集を分析した場合の各クラスター番号のクラスターの特徴を示す。各クラスターに入る植物の科名や種名については表 2-7 参照。詳細本文。

表 2-7. 芦生で訪花昆虫を採集できた各植物の科、および種の名称と花コード、ならびにそれぞれのクラスター番号。クラスター番号は、訪花昆虫の構成比の目による分析結果、科による分析結果、種による分析結果をこの順にならべたもの。種の配列は表 2-1 と同じ。クラスター番号と昆虫群集の関係については、図 2-22 参照。

科名 # 種名	和名	花コード	クラスター 番号
MAGNOLIACEAE	モクレン科		1 2 3
1 <i>Magnolia salicifolia</i>	タムシバ	Mag	2 2 3
BERBERIDACEAE	メギ科		1 2 3
2 <i>Epimedium grandiflorum</i>	イカリソウ	Epi	2 2 3
RANUNCULACEAE	キンポウゲ科		1 2 3
3 <i>Anemone flaccida</i>	ニリンソウ	Ane	2 2 3
FUMARIACEAE	ケマンソウ科		2 2 3
4 <i>Corydalis lineariloba</i>	ヤマエンゴサク	Cor1	1 2 3
5 <i>Corydalis pallida</i>	ミヤマキケマン	Cor2	2 2 3
FAGACEAE	ブナ科		1 2 3
6 <i>Castanea crenata</i>	クリ	Cas	2 2 3
POLYGONACEAE	タデ科		1 2 3
7 <i>Antenoron filiforme</i>	ミズヒキ	Ant	2 2 3
8 <i>Bistorta tenuicaulis</i>	ハルトラノオ	Bis	1 2 3
9 <i>Persicaria aestiva</i>	ウナギツカミ	Per1	2 2 3
10 <i>Persicaria pubescens</i>	ボントクタデ	Per2	2 2 3
11 <i>Persicaria senticosa</i>	ママコノシリヌグイ	Per3	2 2 3
12 <i>Persicaria thunbergii</i>	ミゾソバ	Per4	2 2 3
13 <i>Reynoutria japonica</i>	イタドリ	Rey	2 2 3
STACHYURACEAE	キブシ科		1 2 3
14 <i>Stachyurus praecox</i>	キブシ	Stac	2 2 3
SYMPLOCACEAE	ハイノキ科		1 2 3
15 <i>Symplocos chinensis</i>	サワフタギ	Sym	2 2 3
VIOLACEAE	スミレ科		2 2 3
16 <i>Viola grypoceras</i>	タチツボスミレ	Vio1	1 2 3
17 <i>Viola kusanoana</i>	オオタチツボスミレ	Vio2	1 2 3
18 <i>Viola vaginata</i>	スミレサイシン	Vio3	1 2 3
19 <i>Viola verecunda</i>	ツボスミレ	Vio4	1 2 3
SALICACEAE	ヤナギ科		1 2 3
20 <i>Salix gracilistyla</i>	ネコヤナギ	Sali	2 2 3
STYRACACEAE	エゴノキ科		2 3 3
21 <i>Styrax japonica</i>	エゴノキ	Sty	1 1 1
PRIMULACEAE	サクラソウ科		1 2 3
22 <i>Lysimachia clethroides</i>	オカトラノオ	Lys	2 2 3
ROSACEAE	バラ科		1 2 3
23 <i>Agrimonia pilosa</i>	キンミズヒキ	Agr	1 2 1
24 <i>Aruncus dioicus</i>	ヤマブキショウマ	Aru	2 2 3
25 <i>Geum japonicum</i>	ダイコンソウ	Geu	1 2 1
26 <i>Prunus incisa</i>	キンキマメザクラ	Pru1	2 2 3
27 <i>Prunus salicina</i>	スモモ	Pru2	2 2 3
28 <i>Prunus Grayana</i>	ウワミズザクラ	Pru3	2 2 3
29 <i>Rosa multiflora</i>	ノイバラ	Ros1	1 2 3
30 <i>Rubus illecebreus</i>	バライチゴ	Rub1	1 1 1
31 <i>Rubus microphyllus</i>	ニガイチゴ	Rub2	2 2 3
32 <i>Rubus palmatus</i>	ナガバモミジイチゴ	Rub3	2 2 1
33 <i>Rubus parvifolius</i>	ナワシロイチゴ	Rub4	1 1 1

表 2-7. (つづき)

科名 # 種名	和名	花コード	クラスター 番号
SAXIFRAGACEAE	ユキノシタ科		1 2 3
34 <i>Astilbe thunbergii</i>	アカショウマ	Asti	2 2 3
35 <i>Cardiandra alternifolia</i>	クサアジサイ	Car	1 2 3
36 <i>Deutzia crenata</i>	ウツギ	Deu3	1 2 3
37 <i>Hydrangea hirta</i>	コアジサイ	Hyd1	2 2 3
38 <i>Hydrangea macrophylla</i>	ヤマアジサイ	Hyd2	2 2 3
39 <i>Hydrangea paniculata</i>	ノリウツギ	Hyd3	2 2 3
LEGUMINOSAE	マメ科		2 3 3
40 <i>Desmodium podocarpum</i>	ヌスビトハギ	Des	2 2 3
41 <i>Lespedeza bicolor</i>	ヤマハギ	Les1	1 1 1
42 <i>Trifolium repens</i>	シロツメクサ	Trif	1 2 3
ALANGIACEAE	ウリノキ科		2 1 2
43 <i>Alangium platanifolium</i>	ウリノキ	Ala	1 1 2
CORNACEAE	ミズキ科		1 2 3
44 <i>Aucuba japonica</i>	ヒメアオキ	Auc1	1 2 3
45 <i>Swida controversa</i>	ミズキ	Swil	2 2 3
46 <i>Benthamidia japonica</i>	ヤマボウシ	Ben	1 2 3
CELASTRACEAE	ニシキギ科		1 2 3
47 <i>Euonymus alatus</i>	コマユミ	Euol	2 2 3
48 <i>Euonymus sieboldianus</i>	マユミ	Euo2	2 2 3
RHAMNACEAE	クロウメモドキ科		2 3 3
49 <i>Hovenia tomentella</i>	ケケンボナシ	Hov	1 2 3
VITACEAE	ブドウ科		1 2 3
50 <i>Ampelopsis brevipedunculata</i>	ノブドウ	Ampe	2 2 3
HIPPOCASTANACEAE	トチノキ科		2 1 3
51 <i>Aesculus turbinata</i>	トチノキ	Aes1	1 1 1
ACERACEAE	カエデ科		1 2 3
52 <i>Acer rufinerve</i>	ウリハダカエデ	Ace1	2 2 3
ANACARDIACEAE	ウルシ科		1 2 3
53 <i>Rhus javanica</i>	ヌルデ	Rhu1	2 2 3
54 <i>Rhus trichocarpa</i>	ヤマウルシ	Rhu2	2 2 3
RUTACEAE	ミカン科		1 2 3
55 <i>Phellodendron amurense</i>	キハダ	Phe	2 2 3
GERANIACEAE	フウロソウ科		2 2 3
56 <i>Geranium nepalense</i>	ゲンノショウコ	Ger	1 2 3
OXALIDACEAE	カタバミ科		2 2 3
57 <i>Oxalis griffithii</i>	ミヤマカタバミ	Oxa1	1 2 3
BALSAMINACEAE	ツリフネソウ科		2 1 2
58 <i>Impatiens noli-tangere</i>	キツリフネ	Imp1	1 1 2
59 <i>Impatiens textori</i>	ツリフネソウ	Imp2	1 1 2
UMBELLIFERAE	セリ科		1 2 3
60 <i>Angelica polymorpha</i>	シラネセンキュウ	Ang1	1 2 3
61 <i>Angelica pubescens</i>	シシウド	Ang2	1 2 3
62 <i>Anthriscus aemula</i>	シャク	Anth	2 2 3
63 <i>Cryptotaenia japonica</i>	ミツバ	Cry	2 2 3
64 <i>Spuriopimpinella nikoensis</i>	ヒカゲミツバ	Spu	1 2 3

表 2-7. (つづき)

科名 # 種名	和名	花コード	クラスター 番号
GENTIANACEAE	リンドウ科		2 1 1
65 <i>Tripterospermum japonicum</i>	ツルリンドウ	Trip	1 1 1
OLEACEAE	モクセイ科		2 3 3
66 <i>Ligustrum obtusifolium</i>	イボタ	Lig1	1 1 1
VERBENACEAE	クマツヅラ科		2 1 3
67 <i>Caryopteris divaricata</i>	カリガネソウ	Cary	1 1 1
LABIATAE	シソ科		2 3 3
68 <i>Clinopodium micranthum</i>	イヌトウバナ	Cl1	1 1 1
69 <i>Rabdosia longituba</i>	アキチヨウジ	Rab1	1 1 1
70 <i>Rabdosia trichocarpa</i>	クロバナヒキオコシ	Rab2	1 2 3
71 <i>Salvia glabrescens</i>	アキギリ	Salr	1 1 2
PLANTAGINACEAE	オオバコ科		2 1 1
72 <i>Plantago asiatica</i>	オオバコ	Pla	1 1 1
CAPRIFOLIACEAE	スイカヅラ科		1 2 3
73 <i>Viburnum plicatum</i>	ヤブデマリ	Vib1	2 2 3
74 <i>Weigela hortensis</i>	タニウツギ	Wei	2 2 3
VALERIANACEAE	オミナエシ科		1 2 3
75 <i>Patrinia villosa</i>	オトコエシ	Pat	2 2 3
COMPOSITAE	キク科		2 3 3
76 <i>Adenocaulon himalaicum</i>	ノブキ	Ade	1 2 3
77 <i>Ainsliaea acerifolia</i>	オクモミジハグマ	Ain	2 1 2
78 <i>Aster glehni</i>	ゴマナ	Ast1	2 2 3
79 <i>Cacalia delphiniifolia</i>	モミジガサ	Cac	1 2 3
80 <i>Carpesium divaricatum</i>	ガンクビソウ	Carp	1 2 3
81 <i>Cirsium japonicum</i>	ノアザミ	Cir1	1 1 2
82 <i>Cirsium kagamontanum</i>	カガノアザミ	Cir2	1 1 1
83 <i>Ixeris dentata</i>	ニガナ	Ixel	2 2 3
84 <i>Kalimeris yomena</i>	ヨメナ	Kal1	2 2 3
85 <i>Petasites japonicus</i>	フキ	Pet	2 2 3
86 <i>Siegesbeckia orientalis</i>	メナモミ	Sie	1 2 3
87 <i>Stenactis annuus</i>	ヒメジオン	Sten	2 2 3
COMMELINACEAE	ツククサ科		2 1 1
88 <i>Commelina communis</i>	ツククサ	Com	1 1 1
LILIACEAE	ユリ科		2 1 2
89 <i>Disporum sessile</i>	ホウチャクソウ	Dis	1 1 2
90 <i>Polygonatum macranthum</i>	オオナルコユリ	Pol	1 1 2
91 <i>Tricyrtis affinis</i>	ヤマジノホトトギス	Tric	1 1 2

2-3. 京都大学構内の訪花昆虫群集

2-3-1. 訪花昆虫相と虫媒花相

(1) 調査地・方法

京都大学の北部構内は北緯 $35^{\circ}02'$ 東経 $135^{\circ}47'$ 、標高60mで、ここには、理学部附属植物園（以下、単に「植物園」とよぶ）、演習林本部試験地（以下、「演習林」）があり、隣接して吉田山がある（図2-23）。3カ所で捕れた昆虫相は似かよったものだったので、以下これをまとめて京大構内の訪花昆虫群集と呼ぶことにする。なお、植物園は約2haで、演習林は約1.3haである。吉田山は約200haで山頂標高123mである。

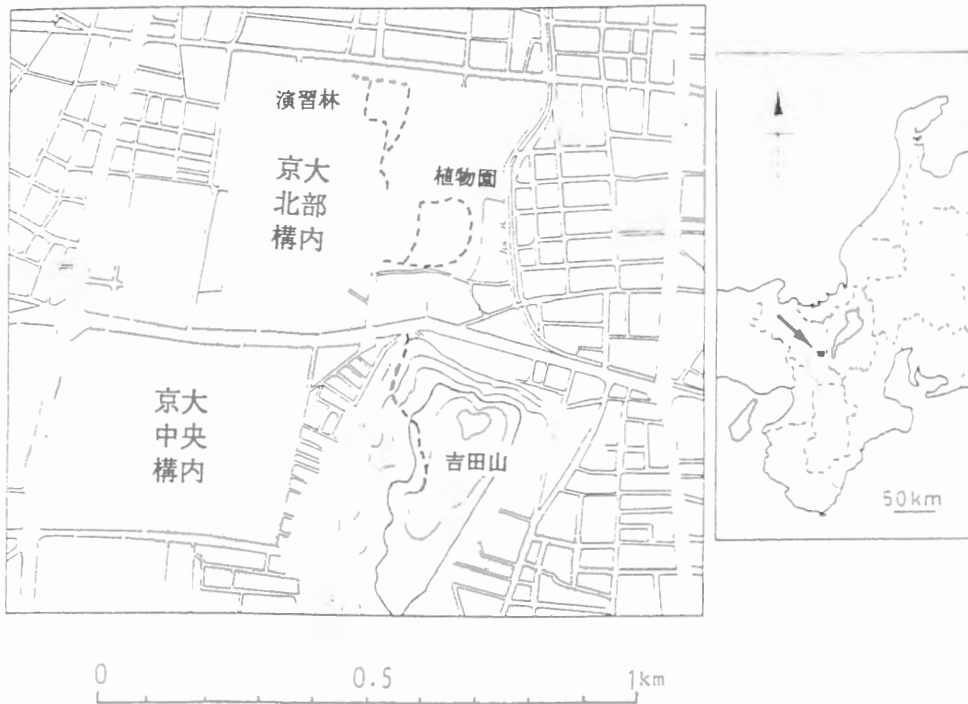


図2-23. 調査地の地図。調査地、京都大学は京都市内に位置する（右図）。図中、破線で示したように、京都大学理学部附属植物園、演習林本部試験地、吉田山の3ヶ所に調査コースを定め、調査コース沿いの全開花植物で訪花昆虫を採集した。

この地域の植生は人的攪乱を受ける前は、シイノキ類を主体とした温暖な林であったと思われるが、現在、そうした自然植生はわずかに吉田山に残るのみである。しかし、植物園と演習林には多くの植物が栽培されているため、訪花昆虫は多数みられる。

演習林でとられた気象データを図2-24に示す (Kyoto Univ. Reserch Forests, 1987)。年間降水量1434mm、年平均気温14.3度。1月には雨が少なく(10.5mm)、気温は年最低(1.3℃)である。その後、気温、降水量ともに増す。気温は8月に最高に達し(29.2℃)、その後、下がる。降水量は梅雨を含む6月に最大になり8月に、一度、少なくなり、9月に増え、その後、減る。6、7月に月間雨天日は15日以上だが、8月の月間雨天日はわずか6日である。

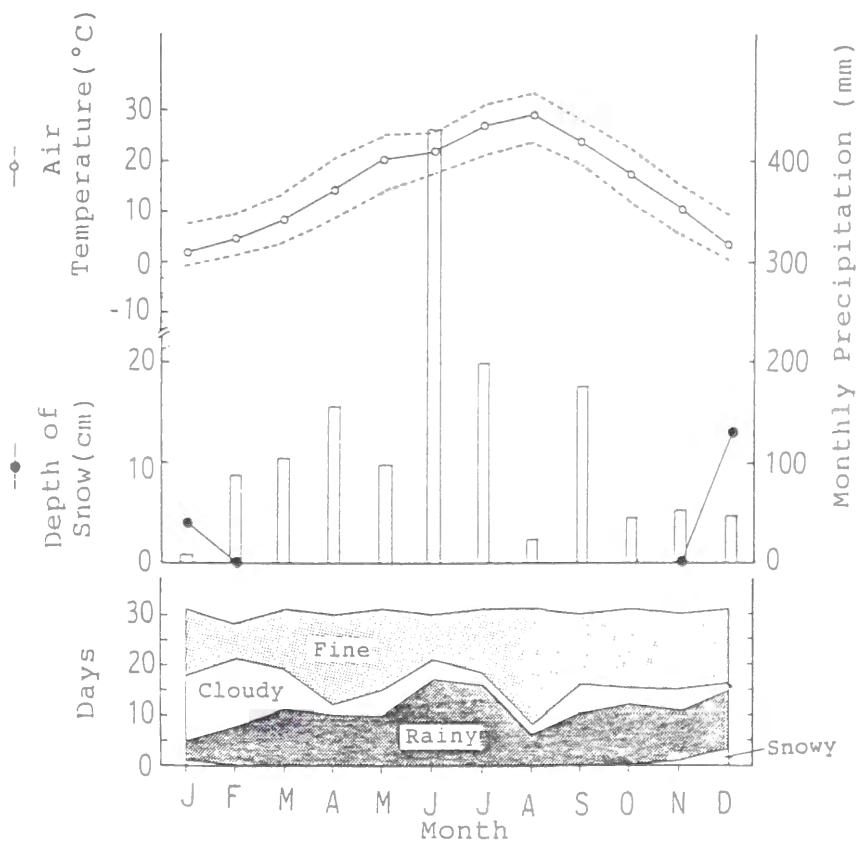


図2-24. 調査地、京都大学演習林本部試験地の天候。詳細本文。

図2-23に示したように調査コースをあらかじめ定め、この調査コース沿いを1~2人で歩き、そこで訪花を確認した昆虫を訪花していた花の種を区別して全て採集した。芦生での採集調査と同様に(2-2-1(1))、昆虫の分類群や植物の生育形態は考えず、コース沿いの全開花植物で、同じように昆虫を採集する努力をした。採集には、捕虫網を用い、

定量化のため、1種の植物での1回の採集時間を約10分間とした。

採集調査は4月－11月の間、原則として週に1－2回、晴天の日を選んで、1985年から3年間にわたっておこなった（表2－8）。通常、植物園、演習林、吉田山の3カ所を回ったが、表2－8に示したとおり、一部のみをまわった日もあった。

採集後、芦生で採集したのと同様、全昆虫を標本針にさし、ラベルをつけて保存した。これらは、後に全て種レベルに分類した。この中には厳密には昆虫ではない節足動物も含まれていたが、同様の生態的地位をしめる者とみなして訪花昆虫群集の解析に含めた。種名の同定は、主に謝辞に示した分類学の専門家に依頼した。種名が同定できなかった種については高次の分類群（主には科、一部は目）と番号からなる種コードで区別した。

全体的な群集解析の第一歩として、まず、各分類群ごとの構成に着目し、いわゆる虫媒花相と訪花昆虫相を記載することにした。植物については、その生育形態や繁殖システムの違いにも着目した。また、地域全体のこれらの季節的変化も検討した。さらに、花の種ごとに訪花昆虫の多様度を多様度指数 H を用いて評価した（2－2－1（1）、式2－1）。

（2）結果・考察

・虫媒花相

昆虫の訪花を確認した花は全部で113種、92属、48科であった（表2－9）。このうち、25種が高木、49種が低木、5種が1年草、3種が2年草、25種が多年草、6種がつる性植物であった。繁殖システムで見ると107種が両性花のみを持ち、1種が雌雄異花同株、4種が雌雄異株、1種（ベニバナトチノキ）のみが両性雄性同株であった。花の総種数は芦生（91種）に勝るとも劣らないが、土着種は27種のみであった。

芦生の場合と同様に各種の植物上で採集した訪花昆虫の種数、個体数、多様度指数は、植物種ごとに著しく異なる（表2－9）。京大構内のような人的攪乱を多く受けた地域においても、1章で述べたように「多くの種

表2-8. 京大構内で訪花昆虫調査をおこなった日時と、その日時の調査時間ならびに調査範囲。Bは植物園、Eは演習林、Yは吉田山を示し、*をつけた範囲を調査したことを表す。

年	月	日	調査開始時刻	調査時間(分)	調査地BEY	
1985						
1985	4月	9	13:00	120	***	
		19	6:00	180	***	
		25	13:00	180	***	
	5月	26	9:00	60	**	
		1	14:00	105	***	
		4	7:30	120	***	
		9	13:30	120	***	
		12	7:20	130	***	
		16	13:30	60	***	
		18	7:20	130	***	
		22	13:30	130	**	
		26	7:00	150	***	
		29	13:15	105	***	
	6月	31	7:00	70	**	
		5	13:00	105	***	
		7	7:00	90	***	
		14	9:15	110	**	
		15	13:00	105	***	
	7月	19	13:00	110	***	
		26	13:00	90	***	
		5	9:15	55	**	
		10	12:55	60	***	
		19	13:20	75	***	
		20	7:00	60	**	
		24	13:10	70	***	
		26	6:55	65	***	
8月	31	13:15	45	**		
	3	7:05	55	**		
	7	13:05	55	***		
	10	7:10	110	***		
	14	12:50	70	**		
	17	7:00	85	***		
	21	13:10	55	**		
	24	7:20	50	**		
	28	13:15	75	***		
	30	7:20	60	***		
9月	3	13:00	75	***		
	9	7:05	75	***		
	12	13:00	85	***		
	19	13:10	95	***		
	30	8:50	30	***		
10月	2	12:10	70	**		
	7	8:50	50	**		
	14	12:35	65	***		
	18	9:00	40	**		
	21	12:45	65	***		
	24	8:55	40	**		
	28	13:00	40	**		
	31	9:25	45	**		
	1986					
	4月	12	13:10	50	* *	
16		13:25	65	***		
21		13:05	65	***		
24		11:25	35	*		
29		13:40	70	**		
30		8:10	90	***		
5月	7	14:30	45	**		
	12	8:40	80	***		
	15	13:30	60	***		
	25	11:00	60	*		
	26	9:30	120	* *		
	1987					
1987	6月	2	10:00	120	*	
		3	11:00	90	*	
		11	9:00	180	**	
	7月	26	13:20	45	**	
		1	13:20	70	***	
		4	9:10	60	***	
		12	13:00	60	***	
		17	12:50	25	*	
	8月	19	8:15	95	***	
		23	13:10	45	**	
		30	13:10	60	***	
		2	6:40	55	***	
		7	13:10	45	**	
	9月	10	10:10	30	* *	
		13	13:00	55	***	
		18	9:30	45	**	
		22	13:35	30	* *	
		27	13:30	65	***	
	10月	31	9:00	75	***	
		5	13:30	40	**	
		11	9:30	70	***	
		26	13:20	55	***	
		4	13:15	45	***	
	11月	14	13:25	50	**	
		20	13:00	35	**	
		27	13:45	35	**	
30		10:30	15	*		
20		13:55	20	*		
1987						
1987	4月	8	13:30	65	**	
		16	13:20	85	***	
		22	13:55	45	**	
	5月	30	14:05	30	*	
		6	13:20	60	**	
		16	10:40	55	**	
	6月	28	9:25	130	***	
		28	13:10	110	***	
		5	13:10	110	***	
	7月	16	13:30	45	**	
		17	10:30	70	* *	
		23	13:00	80	***	
		26	10:15	30	*	
		30	13:55	30	*	
	8月	7	13:40	30	**	
		10	9:15	75	*	
		23	13:10	45	**	
		25	10:40	40	* *	
		1	13:50	20	*	
	9月	6	13:45	45	**	
		14	13:25	25	*	
		15	13:40	40	**	
		20	13:00	40	**	
		26	13:05	45	***	
		4	13	40	**	
		14	13	50	**	
21		13:30	25	*		
29		13:05	35	**		
10月		7	13:35	55	***	
	14	13:35	85	**		
	19	13:05	75	**		
	23	13:15	25	**		

表 2-9. 京大構内で訪花昆虫を採集できた花を科ごとに分けて、種名と花コード、生育形態などの植物の生態的特質、ならびに、訪花昆虫の採集個体数、種数、多様度を示す。表 2-1 の 芦生の 結果参照。

科名 # 種名	和名	花コード	生育 ¹ 形態	繁殖 ² システム	起源 ³	採集昆虫数		多様度	
						種数	個体数	H	Hmax
LAURACEAE	クスノキ科								
1 <i>Ciannamomum camphora</i>	クスノキ	Cin	T	H	J	12	24	2.02	2.48
BERBERIDACEAE	メギ科								
2 <i>Berberis thunbergii</i>	メギ	Ber	S	H	J	4	5	1.33	1.39
3 <i>Mahonia japonica</i>	ヒイラギナンテン	Mah	S	H	E	5	7	1.48	1.61
4 <i>Nandina domestica</i>	ナンテン	Nan	S	H	J	4	4	1.39	1.39
RANUNCULACEAE	キンボウケ科								
5 <i>Ranunculus silerifolius</i>	キツネノボタン	Ran	P	H	N	2	2	0.69	0.69
CARYOPHYLLACEAE	ナデシコ科								
6 <i>Stellaria media</i>	ハコベ	Ste3	B	H	N	2	3	0.64	0.69
PHYTOLACCACEAE	ヤマゴボウ科								
7 <i>Phytolacca americana</i>	アメリカヤマゴボウ	Phy	P	H	E	1	1	0.00	0.00
BASELLACEAE	ツルムラサキ科								
8 <i>Besella rubra</i>	ツルムラサキ	Bes	A	H	E	8	58	0.80	2.08
POLYGONACEAE	タデ科								
9 <i>Persicaria thunbergii</i>	ミゾソバ	Per4	A	H	N	30	81	2.83	3.40
10 <i>Persicaria yokusaiana</i>	ハナタデ	Per5	A	H	N	3	3	1.10	1.10
11 <i>Polygonum aubertii</i>	ナツユキカヅラ	Poly	A	H	E	1	1	0.00	0.00
THEACEAE	ツバキ科								
12 <i>Camellia japonica</i>	ツバキ	Cam1	T	H	J	1	1	0.00	0.00
13 <i>Camellia sasanqua</i>	サザンカ	Cam2	T	H	J	2	4	0.56	0.69
14 <i>Stewartia monadelphica</i>	ヒメシャラ	Stew	T	H	J	8	13	1.88	2.08
GUTTIFERAE	オトギリソウ科								
15 <i>Hypericum patulum</i>	キンシバイ	Hyp2	S	H	E	1	1	0.00	0.00
TILIACEAE	シナノキ科								
16 <i>Tilia japonica</i>	シナノキ	Til12	T	H	J	9	14	2.07	2.20
17 <i>Tilia miqueliana</i>	ボダイジュ	Til11	T	H	E	12	38	2.14	2.48
MALVACEAE	アオイ科								
18 <i>Hibiscus syriacus</i>	ムクゲ	Hib	S	H	E	4	6	1.24	1.39
ULMACEAE	ニレ科								
19 <i>Ulmus davaidiana</i>	ハルニレ	Ulm	T	H	J	2	2	0.69	0.69
VIOLACEAE	スミレ科								
20 <i>Viola mandshurica</i>	スミレ	Vio5	P	H	N	1	1	0.00	0.00
FLACOURTIACEAE	イイギリ科								
21 <i>Loesia polycarpa</i>	イイギリ	Ide	T	M	J	1	2	0.00	0.00
CRUCIFERAE	アブラナ科								
22 <i>Cardamine regeliana</i>	オオバタネツケバナ	Car1	P	H	N	1	1	0.00	0.00
23 <i>Rorippa indica</i>	イヌガラシ	Ror	P	H	N	1	1	0.00	0.00

表 2-9. (つづき)

科名 # 種名	和名	花コード	生育 ¹ 形態	繁殖 ² システム	起源 ³	採集昆虫数		多様度		
						種数	個体数	H	Hmax	
ERICACEAE ツツジ科										
24	<i>Enkianthus perulatus</i>	ドウダンツツジ	Enk	S	H	J	2	7	0.41	0.69
25	<i>Lyonia ovalifolia</i>	ネジキ	Lyo	T	H	N	4	4	1.39	1.39
26	<i>Pieris japonica</i>	アセビ	Pie	T	H	N	3	15	0.49	1.10
27	<i>Rhododendron macrosepalum</i>	モチツツジ	Rho4	S	H	N	2	2	0.69	0.69
28	<i>Rhododendron mucronata</i>	ヒラドツツジ	Rho2	S	H	J	4	10	1.17	1.39
29	<i>Rhododendron oomurasaki</i>	オオムラサキ	Rho3	S	H	J	21	79	2.42	3.04
30	<i>Vaccinium oldhami</i>	ナツハゼ	Vac	S	H	N	2	2	0.69	0.69
ROSACEAE バラ科										
31	<i>Kerria japonica</i>	ヤマブキ	Ker	S	H	N	2	2	0.69	0.69
32	<i>Malus halliana</i>	カイドウ	Mal	T	H	E	6	7	1.75	1.79
33	<i>Photinia glabra</i>	カナメモチ	Pho	T	H	N	8	103	0.50	2.08
34	<i>Prunus tomentosa</i>	ユスラウメ	Pru6	T	H	E	2	2	0.69	0.69
35	<i>Prunus spachiana</i>	シダレザクラ	Pru5	T	H	E	11	30	1.65	2.40
36	<i>Pyracantha angustifolia</i>	ピラカンサ	Pyr2	T	H	E	18	34	2.37	2.89
37	<i>Pyracantha crenulata</i>	ヒマラヤトキワサンザシ	Pyr1	S	H	E	8	9	2.04	2.08
38	<i>Rosa borboniana</i>	バラ	Ros2	S	H	E	18	53	2.33	2.89
39	<i>Spiraea blumei</i>	ミツバワイガサ	Spi4	S	H	E	4	16	0.99	1.39
40	<i>Spiraea cantoniensis</i>	コデマリ	Spi1	S	H	E	3	4	1.04	1.10
41	<i>Spiraea thunbergii</i>	ユキヤナギ	Spi2	S	H	J	3	7	0.80	1.10
42	<i>Spiraea tossensis</i>	トサシモツケ	Spi3	S	H	J	2	13	0.27	0.69
SAXIFRAGACEAE ユキノシタ科										
43	<i>Deutzia gracilis</i>	ヒメウツギ	Deu3	S	H	J	1	1	0.00	0.00
44	<i>Deutzia crenata</i>	ウツギ	Deu1	S	H	J	19	48	2.22	2.94
45	<i>Deutzia scabra</i>	マルバウツギ	Deu	S	H	J	11	88	1.60	2.40
46	<i>Deutzia maximowicziana</i>	ウラジロウツギ	Deu2	S	H	J	2	3	0.64	0.69
47	<i>Hydrangea macrophylla</i>	アジサイ	Hyd4	S	H	E	4	4	1.39	1.39
48	<i>Itea parviflora</i>	ヒメズイナ	Ite	S	H	E	23	39	2.98	3.14
49	<i>Philadelphus coronarius</i>	モックオレンジ	Phi	S	H	J	4	4	1.39	1.39
LEGUMINOSAE マメ科										
50	<i>Astragalus sinicus</i>	レンゲ	Astr	P	H	N	5	7	1.55	1.61
51	<i>Cercis siliquastrum</i>	セイヨウズホウ	Cer	S	H	E	1	3	0.00	0.00
52	<i>Cladrastis sikokiana</i>	ユクノキ	Cla	T	H	J	2	3	0.64	0.69
53	<i>Desmodium podocarpum</i>	ヌスビトハギ	Des	P	H	W	1	1	0.00	0.00
54	<i>Indigofera tinctoria</i>	キダチニワフジ	Ind	S	H	E	6	8	1.73	1.79
55	<i>Lespedeza thunbergii</i>	ミヤギノハギ	Les2	S	H	J	10	35	1.95	2.30
56	<i>Trifolium repens</i>	シロツメクサ	Trif	P	H	W	9	19	1.82	2.20
57	<i>Wisteria floribunda</i>	フジ	Wis	L	H	J	1	5	0.00	0.00
LYTHRACEAE ミソハギ科										
58	<i>Lythrum anceps</i>	ミソハギ	Lyt	P	H	N	20	58	2.34	3.00
THYMELAEACEAE ジンチョウゲ科										
59	<i>Edgeworthia chrysantha</i>	ミツマタ	Edg	S	H	E	4	10	1.17	1.39
CORNACEAE ミズキ科										
60	<i>Aucula japonica</i>	アオキ	Auc2	S	D	N	1	1	0.00	0.00
61	<i>Swida macrophylla</i>	クマノミズキ	Swi2	T	H	J	26	55	2.89	3.26
62	<i>Swida stolonigera</i>	アカクキミズキ	Swi3	T	H	E	4	28	0.56	1.39
ELAEGNACEAE グミ科										
63	<i>Elaeagnus multiflora</i>	ナツグミ	Ela	S	H	J	3	7	0.96	1.10

表 2-9. (つづき)

科名 # 種名	和名	花コード	生育 ¹ 形態	繁殖 ² システム	起源 ³	採集昆虫数		多様度	
						種数	個体数	H	Hmax
CELASTRACEAE	ニシキギ科								
64 <i>Euonymus fortunei</i>	ツルマサキ	Euo	L	H	J	1	4	0.00	0.00
AQUIFOLIACEAE	モチノキ科								
65 <i>Ilex serrata</i>	ウメモドキ	Ile	T	H	J	2	2	0.69	0.69
EUPHORBIACEAE	トウダイグサ科								
66 <i>Securinega suffruticosa</i>	ヒトツバハギ	Sec	S	D	J	5	20	0.90	1.61
VITACEAE	ブドウ科								
67 <i>Cayratia japonica</i>	ヤブガラシ	Cay	L	H	N	19	47	2.57	2.94
HIPPOCASTANACEAE	トチノキ科								
68 <i>Aesculus carnea</i>	ベニバナトチノキ	Aes2	T	A	E	6	14	1.73	1.79
ANACARDIACEAE	ウルシ科								
69 <i>Rhus javanica</i>	ヌルデ	Rhu1	T	D	N	5	10	1.36	1.61
70 <i>Rhus sylvestris</i>	ヤマハゼ	Rhu3	T	D	N	17	28	2.61	2.83
RUTACEAE	ミカン科								
71 <i>Citrus tachibana</i>	タチバナ	Cit	T	H	J	13	19	2.45	2.56
OXALIDACEAE	カタバミ科								
72 <i>Oxalis corniculata</i>	カタバミ	Oxa2	P	H	N	1	1	0.00	0.00
73 <i>Oxalis corymbosa</i>	ムラサキカタバミ	Oxa3	P	H	E	9	10	2.16	2.20
ARALIACEAE	ウコギ科								
74 <i>Fatsia japonica</i>	ヤツデ	Fat	S	H	J	3	4	1.04	1.10
UMBELLIFERAE	セリ科								
75 <i>Torilis japonica</i>	ヤブジラミ	Tor	P	H	N	1	1	0.00	0.00
LOGANIACEAE	マチン科								
76 <i>Buddleia davidii</i>	ニシキフジウツギ	Bud	S	H	E	1	3	0.00	0.00
OLEACEAE	モクセイ科								
77 <i>Forsythia suspensa</i>	レンギョウ	For	S	H	E	2	3	0.64	0.69
78 <i>Fraxinus griffithii</i>	シマトネリコ	Fra	T	H	J	2	2	0.69	0.69
79 <i>Ligustrum japonicum</i>	ネズミモチ	Lig2	T	H	N	16	23	2.65	2.77
80 <i>Ligustrum obtusifolium</i>	イボタ	Lig1	S	H	J	10	29	1.91	2.30
81 <i>Syringa vulgaris</i>	ライラック	Syr	S	H	E	11	47	1.75	2.40
CONVOLVULACEAE	ヒルガオ科								
82 <i>Calystegia japonica</i>	ヒルガオ	Caly	L	H	W	1	1	0.00	0.00
POLEMONIACEAE	ハナシノブ科								
83 <i>Phlox subulata</i>	シバザクラ	Phl	P	H	E	1	1	0.00	0.00
VERBENACEAE	クマツヅラ科								
84 <i>Callicarpa japonica</i>	ムラサキシキブ	Call	S	H	J	1	1	0.00	0.00
85 <i>Clerodendron trichotomum</i>	クサギ	Cler	S	H	N	1	1	0.00	0.00
86 <i>Vitex cannabifolia</i>	ニンジンボク	Vite	S	H	E	64	343	3.10	4.16
SCROPHULARIACEAE	ゴマノハグサ科								
87 <i>Veronicastrum sibiricum</i>	クガイソウ	Vero	S	H	J	9	18	1.78	2.20
88 <i>Veronica persica</i>	オオイヌノフグリ	Ver	B	H	W	1	1	0.00	0.00

表 2-9. (つづき)

科名 # 種名	和名	花コード	生育 ¹ 形態	繁殖 ² システム	起源 ³	採集昆虫数		多様度	
						種数	個体数	H	Hmax
BIGNONIACEAE	ノウゼンカヅラ科								
89 <i>Campsis grandiflora</i>	ノウゼンカヅラ	Camp	L	H	E	2	5	0.50	0.69
ACANTHACEAE	キツネノマゴ科								
90 <i>Justicia procumbens</i>	キツネノマゴ	Jus	P	H	N	9	18	2.06	2.20
RUBIACEAE	アカネ科								
91 <i>Paederia scandens</i>	ヘクソカヅラ	Paed	L	H	W	1	1	0.00	0.00
92 <i>Serissa japonica</i>	ハクチョウゲ	Ser	S	H	E	1	1	0.00	0.00
CAPRIFOLIACEAE	スイカヅラ科								
93 <i>Abelia grandiflora</i>	ハナツクバネウツギ	Abe1	S	H	E	4	9	1.00	1.39
94 <i>Abelia spathulata</i>	ツクバネウツギ	Abe2	S	H	J	2	9	0.35	0.69
95 <i>Lonicera morrowii</i>	キンギンボク	Lon2	S	H	J	8	10	2.03	2.08
96 <i>Viburnum dilatatum</i>	ガマズミ	Vib3	S	H	N	4	5	1.33	1.39
97 <i>Viburnum erosum</i>	コバノガマズミ	Vib4	S	H	N	7	10	1.75	1.95
98 <i>Viburnum suspensum</i>	ゴモジュ	Vib5	S	H	J	2	2	0.69	0.69
99 <i>Weigela hortensis</i>	タニウツギ	Wei	S	H	J	6	8	1.73	1.79
COMPOSITAE	キク科								
100 <i>Aster ageratoides</i>	コンギク	Ast5	P	H	J	4	7	1.15	1.39
101 <i>Baccharis trimera</i>	—	Bac	S	H	E	20	43	2.53	3.00
102 <i>Cirsium nipponicum</i>	ナンブアザミ	Cir3	P	H	J	7	7	1.95	1.95
103 <i>Coreopsis basalis</i>	キンケイギク	Cor	A	H	E	3	3	1.10	1.10
104 <i>Ixeris debilis</i>	オオジシバリ	Ixe2	P	H	W	2	2	0.69	0.69
105 <i>Ixeris dentata</i>	ニガナ	Ixe1	P	H	N	2	2	0.69	0.69
106 <i>Stenactis annuus</i>	ヒメジョオン	Sten	B	H	W	68	155	3.62	4.22
107 <i>Taraxacum japonicum</i>	カンサイタンポポ	Tar	P	H	N	12	34	2.02	2.48
COMMELINACEAE	ツクサ科								
108 <i>Tradescantia ohienensis</i>	ムラサキツクサ	Tra	P	H	E	5	9	1.30	1.61
109 <i>Polia japonica</i>	ヤブミョウガ	Poll	P	H	N	4	6	1.33	1.39
IRIDACEAE	アヤメ科								
110 <i>Iris pseudacorus</i>	キシヨウブ	Iri1	P	H	E	5	9	1.43	1.61
111 <i>Iris japonica</i>	シャガ	Iri2	P	H	E	1	1	0.00	0.00
LILIACEAE	ユリ科								
112 <i>Liriope platyphylla</i>	ヤブラン	Lir	P	H	N	3	5	1.05	1.10
ORCHIDACEAE	ラン科								
113 <i>Spiranthes sinensis</i>	ネジバナ	Spir	P	H	N	3	8	0.90	1.10

¹T:高木, S:低木, A:1年草, B:2年草, P:多年草, L:つる性

²H:両性花, D:雌雄異花同株, M:雌雄異株, A:両性雄性同株

³N:土着種, W:外来雑草, J:日本産栽培植物, E:外来栽培植物

類の昆虫が訪花する花もあれば、ごく限られた種類の昆虫しか訪花しない花もある」といえよう。

セイヨウズホウ (*Cercis siliquastrum*、表 2-9 の#51)、フジ (*Wisteria floribunda*、#57)、ツルマサキ (*Euonymus fortunei*、#64) など25種の花では、それぞれに、1種の昆虫しか採集されなかった。ただし、18種の花では1個体の昆虫しか採集されていない。採集個体が1個体ならば、多様度は0になるが、こうした植物が特定の送粉者に特殊化しているとは限らないことは2-2-1 (2) で述べたとおりである。

ツルムラサキ (*Besella rubra*、#8) やカナメモチ (*Photinia glabra*、#33) では8種の昆虫が採れたが、多様度 H の値は H_{max} に比べてはるかに小さい。これは、両種の花で採れた昆虫の大部分が、ヒメマルカツオブシムシ (*Anthrenus verbasci*) であったためである。ベニバナトチノキ (*Aesculus carnea*、#68) で採れた昆虫は6種で、先の2種の花より少ないが、 H の値はむしろ大きく (1.73)、 H_{max} に (1.79) 近い値をとる。これは、6種の昆虫がほぼ同じ比率で採れたことを意味し、多様な昆虫の訪花を示唆している。同様に、ヒイラギナンテン (*Mahonia japonica*、#3) やヒラドツツジ (*Rhododendron mucronata*、#28) も種数の割には H が大きい。多様度 H がもっとも高かったのはヒメジョオン (*Stenactis annus*、#106) の3.62 (68種、155個体) で、個体数のもっとも多かったのはニンジンボク (*Vitex cannabifolia*、#86) の343個体 (64種、 $H=3.10$) であった。

・虫媒花相の季節変化

4月のはじめから11月の終わりにいたる調査期間中、常に、幾種類かの花が開花し、花の全くない時期はこの間にはなかった（図2-25）。月別の開花種数は5月に最大となり、その後、緩やかに減少した。この傾向は8月に開花種数の多い芦生とは大きく異なる（図2-4参照）。

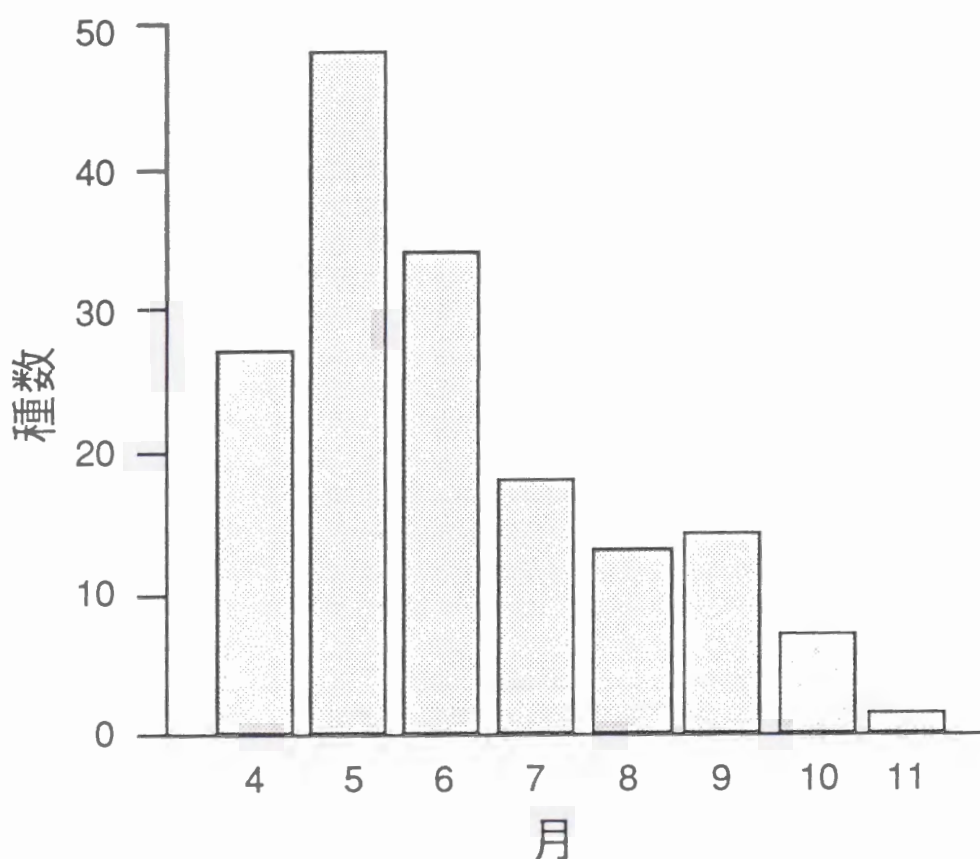


図2-25. 京大構内で開花を確認した植物種数の季節変化。

個別にみると、最初が開花がみられるのは、ミツマタ（種コードEdg）、レンギョウ（For）、ユキヤナギ（Spi2）などの栽培されている低木の花で、4月のはじめから咲き始めた（図2-26）。これにつづいて、ユスラウメ（Pru6）、シダレザクラ（Pru5）などの栽培されている高木の花が開

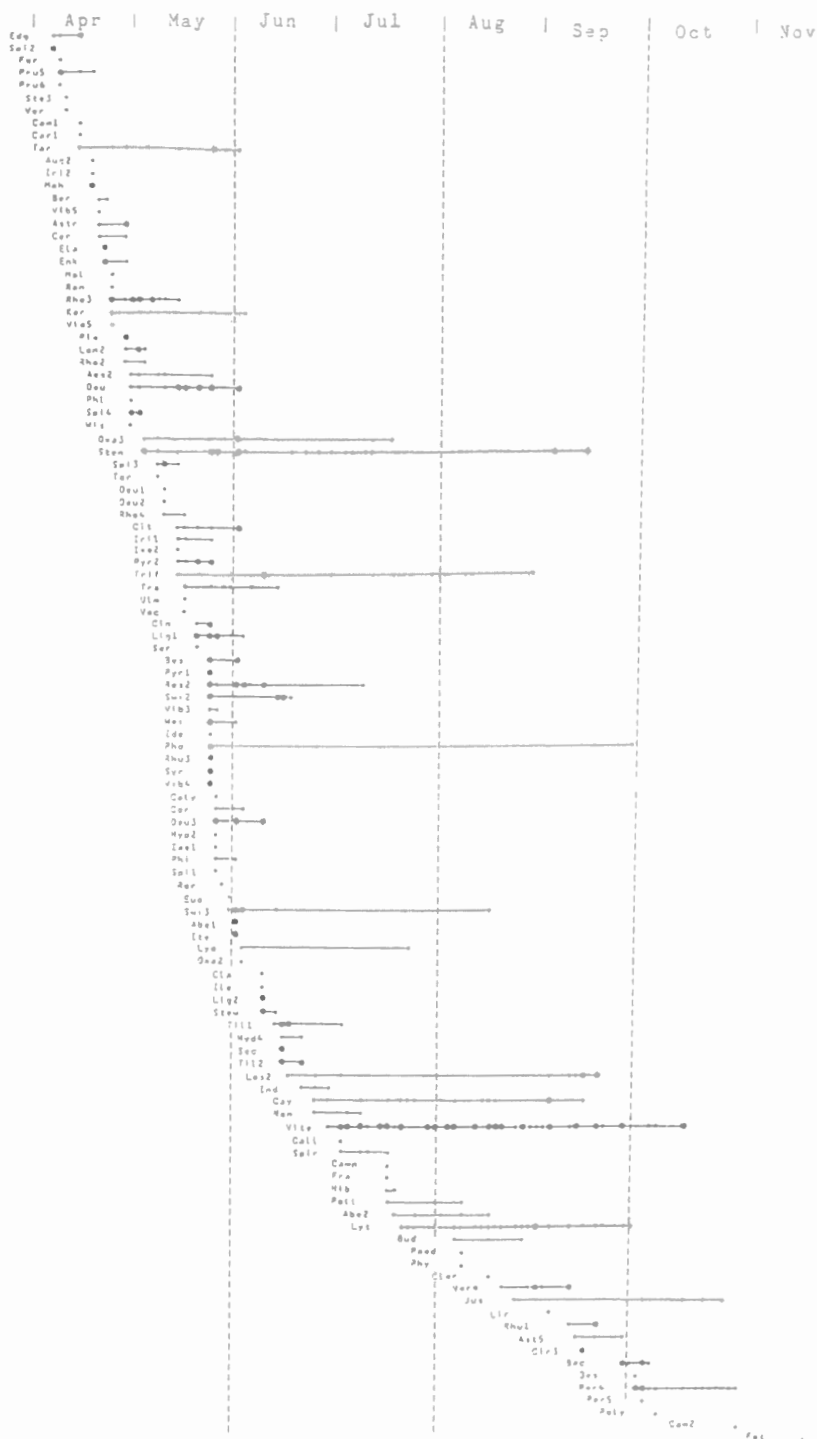


図 2-26. 京大構内で開花を確認した113種の植物の開花期間を示す。 図中、大きな丸は5個体以上の訪花昆虫の採集を表し、小さな丸は5個体未満の採集を表す。図中で、花の種を表している花コードについては表2-9参照。

花した。自生の植物では4月中ごろに2年生草本ハコベ (Ste3)の開花がみられた。こうした早春の花がいずれも開花期間が短い点は芦生と同様である。5月に入るときわめて多種の花が次々に開花した。この中には、開花期間の短いものも多いが、ヒメジョオン (Sten) やシロツメクサ (Trif) のように開花期間の長い種もある (それぞれ、134日、110日)。6月にはいるとヤブガラシ (Cay、84日)、ニンジンボク (Vite、110日) などの開花期間が長く多数の訪花を受ける種が開花した。7月以降9月頃までは新たに開花する種は少なく、5、6月から開花し続けている花が多かった。10月になるとミゾソバ (Per4) などのタデ科の1年草が開花した。その後、冬に向けてサザンカ (Cam2) とヤツデ (Fat) が開花した。

花が開花期間を互いに違えているような傾向はほとんど認められなかった。これは、多くの栽培植物が送粉者をめぐる競争や共進化とは無関係に開花しているためと考えられる。なお、平均開花期間は17日 (S.E.=2.5日) で芦生とほとんど同じであった。

・訪花昆虫相の構成

採集された総個体数は2109個体で、320種に分けることができた (表2-10)。この中には厳密には昆虫でない節足動物2目と昆虫9目が含まれていた。芦生の場合同様、これらをまとめて訪花昆虫群集とみなす (2-2-2 (2))。2を底とした対数のオクターブに採集個体数ごとに分けた場合、各オクターブに入る種数は正規分布の右側40.5%を切り出したようなカーブとなる (図2-27, Preston, 1962)。このことから今回採集されたのはこの地域の全訪花昆虫種の40.5%で、この地域の全訪花昆虫種数は790種であると推定される (May, 1975の推定法)。この種数は芦生の約23%である。

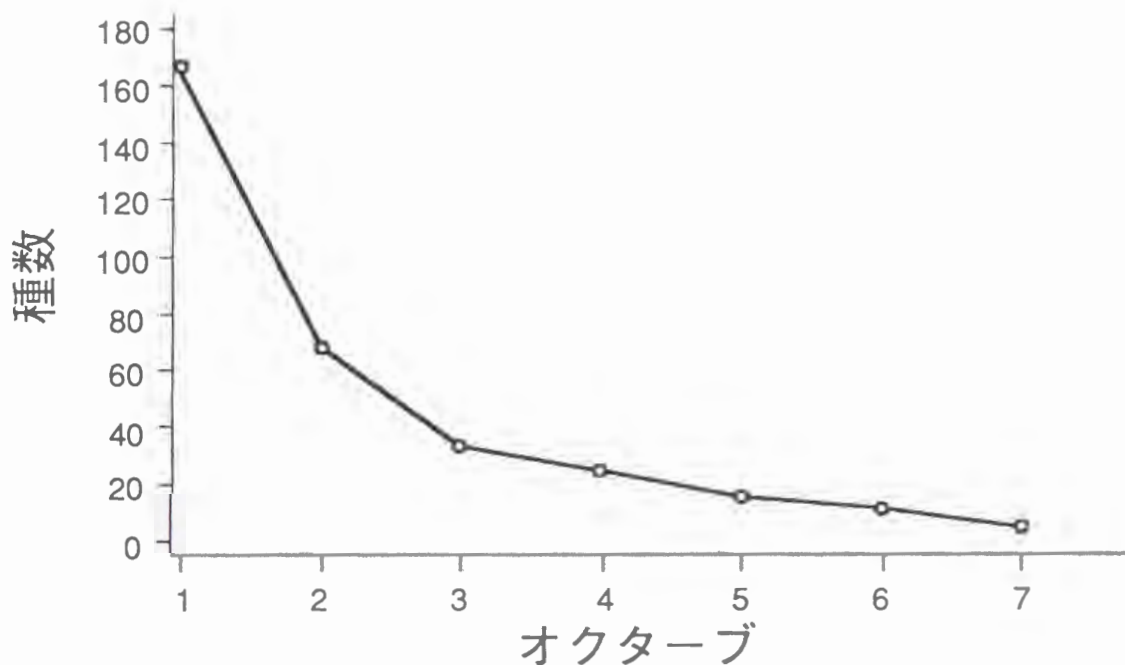


図 2-27. 京大構内で採集した訪花昆虫の種数とPrestonのオクターブの関係。詳細本文。

昆虫の目別に種数をみると双翅目がもっとも多く（110種、34%）、膜翅目（107種、33%）、鞘翅目（44種、14%）、鱗翅目（17種、5.3%）、半翅目（15種、4.6%）と続く（図 2-28、表 2-10）。この5目で全体の91%の種をしめる。採集された個体数で見ると膜翅目がもっとも多く（1051個体、50%）、鞘翅目（547個体、26%）、双翅目（334個体、16%）、鱗翅目（86個体、4.1%）、半翅目（55個体、2.6%）と続く。この5目で全体の98%の個体をしめる。主要な5目は芦生の場合と同じであるが、鞘翅目の個体数が双翅目より多い点が、大きく異なる。

表 2-10. 京大構内で採集できた訪花昆虫の分類群ごとの採集種数と採集個体数。

目 科	種数	個体数	訪花植物 種数
クモ形綱			
ザトウムシ目	1	1	1
真正クモ目	20	26	6
昆虫綱			
直翅目	4	4	4
チャタテムシ目	1	1	1
半翅目	15	55	12
カメムシ科	2	3	2
ヘリカメムシ科	3	3	3
ナガカメムシ科	3	30	4
ハナカメムシ科	1	1	1
メクラカメムシ科	4	13	6
オオヨコバイ科	1	4	1
キジラミ科	1	1	1
脈翅目	2	3	3
毛翅目	2	2	2
鱗翅目	17	86	27
スカシバ科	1	1	1
セセリチョウ科	1	12	7
アゲハチョウ科	4	19	13
シロチョウ科	4	30	10
シジミチョウ科	3	14	5
テングチョウ科	1	1	1
ジャノメチョウ科	1	7	6
ドクガ科	1	1	1
ヤガ科	1	1	1
双翅目	110	334	64
キノコバエ科	2	4	3
クロバネキノコバエ科	3	3	3
ケバエ科	1	1	1
ユスリカ科	2	11	2
ヌカカ科	1	1	1
キアブ科	1	1	1
ツリアブ科	1	3	3
コガシラアブ科	1	12	7
アシナガバエ科	3	9	6
ヤリバエ科	1	1	1
アタマアブ科	1	1	1
ハナアブ科	20	128	40
ミバエ科	5	5	5
シマバエ科	5	13	5
クロツヤバエ科	3	4	3
ハネフリバエ科	1	1	1
ハモグリバエ科	2	2	1
ショウジョウバエ科	4	4	4
ミギワバエ科	9	14	7
ニセミギワバエ科	1	1	1
キモグリバエ科	6	12	7
クチキバエ科	1	2	2
フンバエ科	1	1	1
ハナバエ科	11	56	19
ヤドリバエ科	9	10	7
ヒラタハナバエ科	1	2	2
クロバエ科	8	20	8
ニクバエ科	6	12	6

表2-10. (つづき)

目 科	種数	個体数	訪花植物 種数
鞘翅目	44	547	40
エンマムシ科	1	1	1
ハネカクシ科	1	1	1
コガネムシ科	10	89	21
コメツキムシ科	1	1	1
タマムシ科	1	15	2
マルハナノミ科	1	2	2
カツオブシムシ科	2	294	18
ジョウカイモドキ科	1	1	1
ケシキスイ科	3	5	3
ヒメハナムシ科	1	1	1
ハナノミ科	8	50	10
カミキリモドキ科	1	3	1
カミキリムシ科	3	3	3
マメゾウムシ科	3	7	6
ハムシ科	5	72	19
ゾウムシ科	2	2	2
膜翅目	107	1051	94
ハバチ科	7	33	7
ミフシハバチ科	1	6	5
コマユバチ科	3	3	3
ヒメバチ科	1	1	1
アシブトコバチ科	2	2	2
セイボウ科	1	2	2
コツチバチ科	1	2	2
アリ科	4	54	13
ツチバチ科	6	43	9
ベッコウバチ科	1	1	1
スズメバチ科	14	65	15
ドロバチ亜科	7	13	10
スズメバチ亜科	7	52	18
ジガバチ科	5	15	4
ミツバチモドキ科	4	4	3
コハナバチ科	13	101	40
ヒメハナバチ科	9	59	18
ハキリバチ科	17	254	17
ケブカハナバチ科	11	205	43
ケブカハナバチ亜科	3	60	13
クマバチ亜科	5	140	34
キマダラハナバチ亜科	3	5	5
ミツバチ科	6	201	40
マルハナバチ亜科	4	62	19
ミツバチ亜科	2	139	30
合計	320	2109	113

半翅目は7科に分かれ、特に多かったのはナガカメムシ（3種、30個体）とメクラカメムシ（4種、13個体）であった。これらは、基本的には植物組織から直接吸汁する性質を持つが、花蜜や花粉を利用する可能性もある。ただし、これらの中には、たまたま花にいただけの種が含まれている可能性もある。

鱗翅目は9科に分かれ、もっとも多かったのはシロチョウ科（4種、30個体）で、その中でもさらに多かった種はモンシロチョウ（*Pieris rapae*、17個体）であった。鱗翅目の多くは典型的な吸蜜者である。なお、すべての採集は日中おこなったので、夜行性のガ類は含まれていない（表2-8参照）。

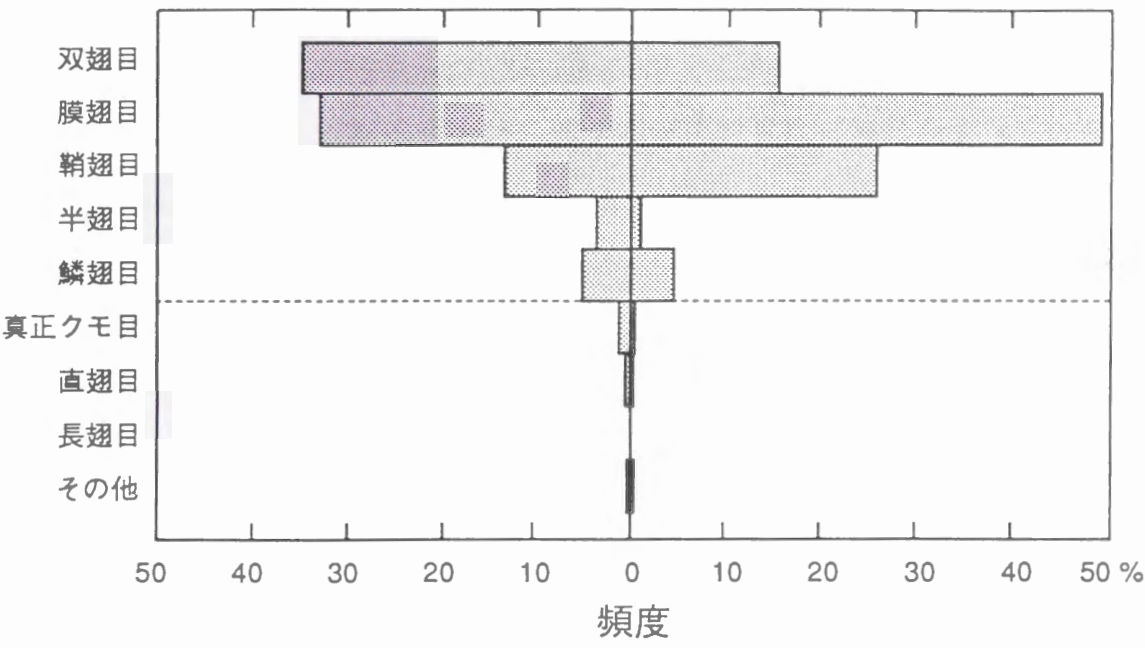


図2-28. 京大構内で採集した訪花昆虫全部の目別構成比。右図は採集個体数の比で、左図は種数の比で示す。真正クモ目は厳密には昆虫でないが本論文の解析では、訪花昆虫に含める。この図から、主要な訪花昆虫は双翅目、膜翅目、鞘翅目、半翅目、鱗翅目の5目に含まれることが分かる。

目としてもっとも種数の多かった双翅目は28科に分かれ、特に多かったのはハナアブ科（20種、128個体）とハナバエ科（11種、56個体）であった。これらは基本的には吸蜜者または食花粉者であると考えられる。芦生で多数採集されたクロバエ科はあまり採れなかった（8種、20個体）。このクロバエかの少なさゆえに双翅目全体の個体数が芦生に比べて極端に少なくなっていると考えられる。

鞘翅目は16の科に分かれ、もっとも多くの種を含む科はコガネムシ科（10種、89個体）で、もっとも多くの個体が採集された科はカツオブシムシ科（2種、294個体）であった。もっとも多個体採集された種はヒメマル

カツオブシムシ (*Anthrenus verbasci*、290個体) で、全体でみてもこの種の採集個体数が一番多かった。ヒメマルカツオブシムシが多いことが京大構内の訪花昆虫群集のひとつの特徴であり、芦生では本種は1個体しか採集されなかった。芦生で多数採集されたカミキリムシ科は、京大構内では3種、3個体しか採集されなかった。このカミキリムシ類の少なさとカツオブシムシ類の多さが京大構内の訪花昆虫における鞘翅目相を特徴づけるといえよう。

目としてもっとも採集個体数の多かった膜翅目は19科に分かれる。特に多かったのはハキリバチ科 (17種、254個体)、ケブカハナバチ科 (11種、205)、ミツバチ科 (6種、201)、コハナバチ科 (13種、101) の4科で、この4科のハナバチだけで、膜翅目全体の72%をしめた。ヒメハナバチ科やミツバチモドキ科も採れたが個体数は少なかった (表2-10、11)。

種として個体数が多かった膜翅目昆虫は、クマバチ (*Xylocopa appendiculata*、99個体)、ニホンミツバチ (*Apis cerana*、92個体)、ヒメハキリバチ (*Chalicodoma spissula*、82個体)、トモンハナバチ (*Anthidium septemspinosum*、73個体) など、いずれも、ハナバチで、ハナバチ以外の膜翅目でもっとも多く採れたのはクロヤマアリ (*Formica japonica*、32個体) であった (表2-11)。

ハナバチは62種採集された。この数は北海道 (122種、Sakagami & Fukuda, 1973) や貴船 (72種、Inoue *et al.*, 1990)、高知 (68種、Ikudome, 1978)、芦生 (66種、本論文2-2-1) などでのハナバチ相調査に比べると少ないが、岐阜 (51種、Yamauchi *et al.*, 1974)、和歌山 (48種、Matsuura *et al.*, 1974) に比べると多い。

表2-11. 京大構内で採集できたハナバチ類の種ごとの採集個体数と訪花した植物の種数ならびに訪花植物の多様度。

科名 種名	訪花 植物 種数	採集 昆虫 個体数	訪花植物の多様度	
			H	Hmax
ミツバチモドキ科 Colletidae				
Colletes sp.1	1	1	0.00	0.00
Colletes sp.2	1	1	0.00	0.00
スミスチビムカシハナバチ Hylaeus floralis	1	1	0.00	0.00
ニッポンチビムカシハナバチ Hylaeus nippon	1	1	0.00	0.00
コハナバチ科 Halictidae				
アカガネコハナバチ Halictus aerarius	4	4	1.39	1.39
ホクダイコハナバチ Lasioglossum duplex	3	3	1.10	1.10
ニッポンチビハナバチ Lasioglossum japonicum	9	11	2.15	2.20
Lasioglossum taniolellum	5	5	1.61	1.61
シオカワコハナバチ Lasioglossum baleicum	1	1	0.00	0.00
キオビコハナバチ Lasioglossum sibiriacum	1	2	0.00	0.00
Lasioglossum exiliceps	1	1	0.00	0.00
サビイロカタコハナバチ Lasioglossum mutilum	2	2	0.69	0.69
シロスジコハナバチ Lasioglossum occidens	19	55	2.60	2.94
ヅマルツヤコハナバチ Lasioglossum proximatum	2	3	0.64	0.69
フタモンカタコハナバチ Lasioglossum scitulum	2	2	0.69	0.69
Lasioglossum sp.6	1	1	0.00	0.00
Lasioglossum sp.18	7	11	1.77	1.95
ヒメハナバチ科 Andrenidae				
ウツキヒメハナバチ Andrena benefica	1	1	0.00	0.00
ウツキノヒメハナバチ Andrena protomias	4	29	0.89	1.39
チビキバナヒメハナバチ Andrena knuthi	3	15	0.49	1.10
アブラナチビヒメハナバチ Andrena brassicae	1	1	0.00	0.00
コマチヒメハナバチ Andrena komachi	1	2	0.00	0.00
ニホンヒメハナバチ Andrena japonica	2	2	0.69	0.69
ヒラアシヒメハナバチ Andrena opacifovea	4	5	1.33	1.39
Andrena yamato	2	2	0.69	0.69
ヒメハナバチモドキ Panurginus crawfordi	2	2	0.69	0.69
ハキリバチ科 Megachilidae				
トモンハナバチ Anthidium septemspinosum	3	73	0.66	1.10
ネジロハキリバチ Chalicodoma disjunctiformis	2	18	0.21	0.69
オオハキリバチ Chalicodoma sculpturalis	1	11	0.00	0.00
ヒメハキリバチ Chalicodoma spissula	2	82	0.11	0.69
トガリハナバチ Coelioxys fenestrata	1	2	0.00	0.00
ヤノトガリハナバチ Coelioxys yanonis	1	1	0.00	0.00
ハラアカハキリバチヤドリ Euapis basalis	1	5	0.00	0.00
キホリハナバチ Lithurgus collaris	1	1	0.00	0.00
キヌゲハキリバチ Megachile kobensis	3	16	0.95	1.10
バラハキリバチ Megachile nipponica	4	12	0.98	1.39
クズハキリバチ Megachile pseudomonticola	1	1	0.00	0.00
サカガミハキリバチ Megachile remota sakagamii	2	3	0.64	0.69
ヒメツツハキリバチ Megachile subalbata	5	13	1.31	1.61
バラハキリバチモドキ Megachile tsurugensis	6	10	1.61	1.79
イマイツツハナバチ Osmia imaii	3	3	1.10	1.10
マイマイツツハナバチ Osmia orientalis	1	2	0.00	0.00
ツツハナバチ Osmia taurus	1	1	0.00	0.00

表 2-11. (つづき)

科名 種名	訪花 植物 種数	採集 昆虫 個体数	訪花植物の多様度	
			H	Hmax
ケブカハナバチ科 Anthophoridae				
ケブカハナバチ <i>Anthophora pilipes villosula</i>	3	4	1.04	1.10
ミツクリヒゲナガハナバチ <i>Tetralonia mitsukurii</i>	1	10	0.00	0.00
ニッポンヒゲナガハナバチ <i>Tetralonia nipponens</i>	11	46	1.67	2.40
クマバチ <i>Xylocopa appendiculata circumvolans</i>	26	99	2.66	3.26
エサキツヤハナバチ <i>Ceratina esakii</i>	1	1	0.00	0.00
キオビツヤハナバチ <i>Ceratina flavipes</i>	11	36	2.00	2.40
イワタツヤハナバチ <i>Ceratina iwatai</i>	1	2	0.00	0.00
ヤマトツヤハナバチ <i>Ceratina japonica</i>	2	2	0.69	0.69
ギンランキマダラハナバチ <i>Nomada ginran</i>	3	3	1.10	1.10
ダイミョウキマダラハナバチ <i>Nomada japonica</i>	1	1	0.00	0.00
シラキキマダラハナバチ <i>Nomada sheppardana okubira</i>	1	1	0.00	0.00
ミツバチ科 Apidae				
オオマルハナバチ <i>Bombus hypocrita hypocrita</i>	7	16	1.72	1.95
クロマルハナバチ <i>Bombus ignitus</i>	9	17	1.95	2.20
トラマルハナバチ <i>Bombus diversus diversus</i>	2	3	0.64	0.69
コマルハナバチ <i>Bombus ardens</i>	8	26	1.94	2.08
ニホンミツバチ <i>Apis cerana japonica</i>	23	92	2.73	3.14
セイヨウミツバチ <i>Apis mellifera</i>	15	47	2.35	2.71

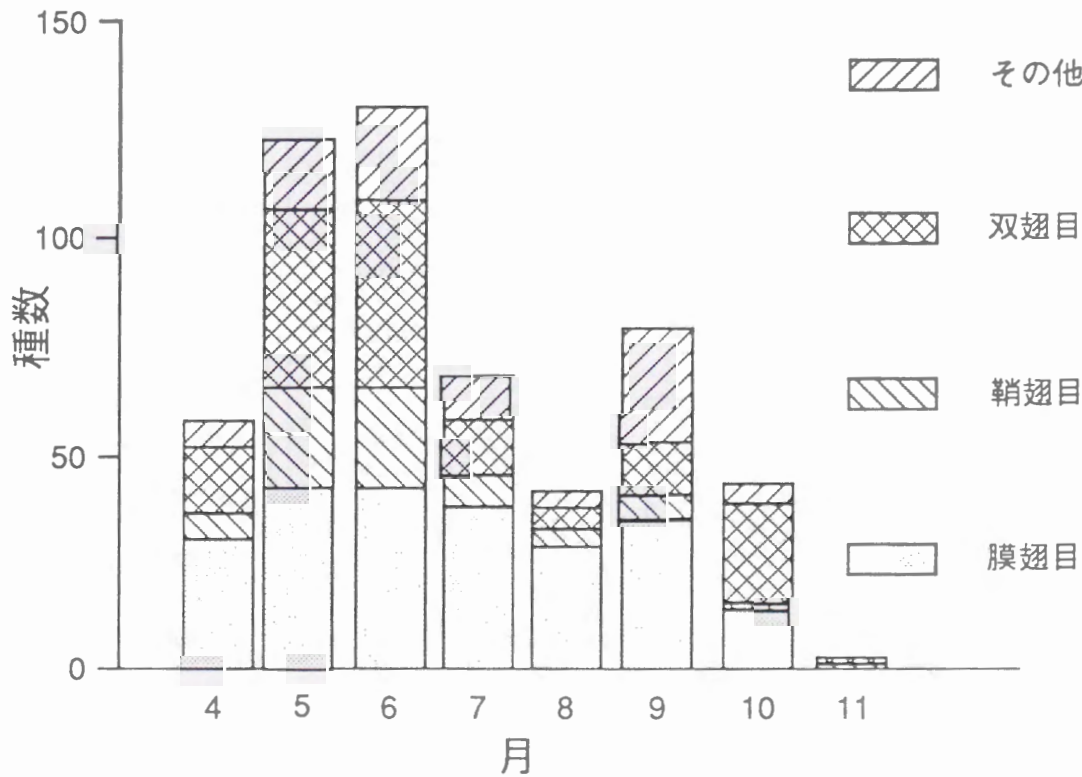


図 2-29. 京大構内で採集した訪花昆虫種数の目別構成の季節変化。

・訪花昆虫相の季節変化

訪花昆虫の種数を月別にみると、6月と9月にピークをもつ二山型の季節変化を示した（図2-29）。膜翅目の種数は4-9月の間30-40種でほぼ一定で、その後、激減した。鞘翅目の種数は6月にピークをもち、その後、減少した。双翅目は6月にピークとなり、7、8月と、減少した後、10月に再びピークを迎えた。この傾向は訪花昆虫の採集個体数を月別にみてもほぼ同様であるが、6月の鞘翅目の多さがより目立った（図2-30）。これは、この時期に特に多個体のカツオブシムシ類が採集されたためである。

昆虫種ごとの季節変動については、2-2-1と同様の事情により本論文では省略する（Kakutani *et al.*, 1990参照）。

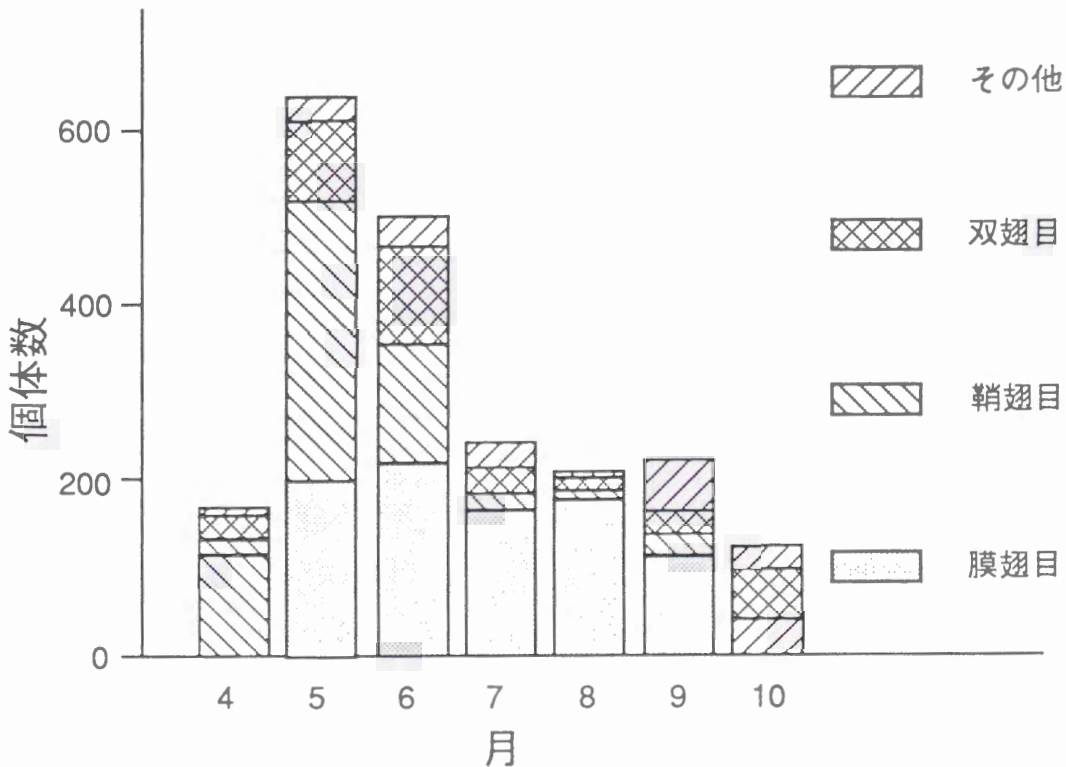


図2-30. 京大構内で採集した訪花昆虫の採集個体数でみた目別構成の季節変化。

2-3-2. 植物別訪花昆虫群集に関するクラスター分析

(1) 方法

芦生の場合（2-2-2（1））と同様に、個々の分類群の花を利用する訪花昆虫群集を観察対象とし、各分類群に属する昆虫の対象とする群集の中での構成比をデータ変量として、クラスター分析をおこなった。クラスター間の距離はWardの最小分散法（Ward, 1963）を用いて解析した。クラスター数の決定は疑似 t^2 統計量を用いておこなった。樹上図を描く際には類似度の指標として予測値を用いた。なお、疑似 t^2 統計量によって示された適当なクラスター数に分割した各クラスターに便宜上、適当に番号をつけた。このクラスター番号はあくまで便宜的に数字を用いただけであって、その大小には意味がない。花の分類のレベルとして、科と種の2通り、昆虫については目、科、種の3レベルでそれぞれ、分析することにした。

解析のための計算は、1993年に京都大学計算機センターのFACOMを用いて、SASのクラスター・プロシジャーを用いておこなった（SAS Institute Inc., 1985）。京大の調査で採集された2109個体、320種のうち、この解析をおこなった時点での標本確認で、標本の損壊などの理由で同定確認が困難であった5個体を除く2104個体320種を解析に用いた。これによって、観察対象の数は、花の科ごとにまとめた場合には48科、花の種別に見た場合には113種となった。データ変数の数は、目別の場合12変数、科別の場合（芦生の場合同様、一部は亜科、一部は目、2-2-2（1）参照）、89変数、種ごとの場合320変数となった。観察対象の分け方が2通りでデータ変数の取り方が3通りあるので、全部で6通りの解析をおこなったことになる。

(2) 結果・考察

花の科ごとの訪花昆虫群集を昆虫の目別構成比でクラスター分析した場合、疑似 t^2 統計量はクラスター数2と5で激減する(図2-31(a))。このことから、2または5クラスターに分けるのが適当と考えられる。2クラスターに分ける場合は、トチノキ科(Hippocastaceae)、ブトウ科(Vitaceae)など30科からなるクラスター1とセリ科(Umbelliferae)、タデ科(Polygonaceae)、バラ科(Rosaceae)など18科からなるクラスター2に分かれる。5クラスターに分ける場合は、クラスター1が、さらに、2つに分かれ、クラスター2がさらに3つに分かれる(図2-31(b))。

花の科ごとの訪花昆虫群集を昆虫の科別構成比でクラスター分析した場合、疑似 t^2 統計量はクラスター数2と6で激減する(図2-32(a))。このことから、2または6クラスターに分けるのが適当と考えられる。2クラスターに分ける場合は、セリ科(Umbelliferae)など3科からなるクラスター1とトチノキ科(Hippocastaceae)、ブトウ科(Vitaceae)、タデ科(Polygonaceae)、バラ科(Rosaceae)など45科からなるクラスター2に分かれる。6クラスターに分ける場合はクラスター2がさらに5つに分かれる(図2-32(b))。

花の科ごとの訪花昆虫群集を昆虫の種別構成比でクラスター分析した場合、疑似 t^2 統計量はあまり変化しないが、あえていえば、クラスター数4で減少する(図2-33(a))。あえて、クラスター分けするとすれば、4クラスターに分けるのがよいが、むしろ、明瞭なクラスター構造を持たない連続的な階層構造であると考えの方がよさそうな樹上図がえられる(図2-33(b))。

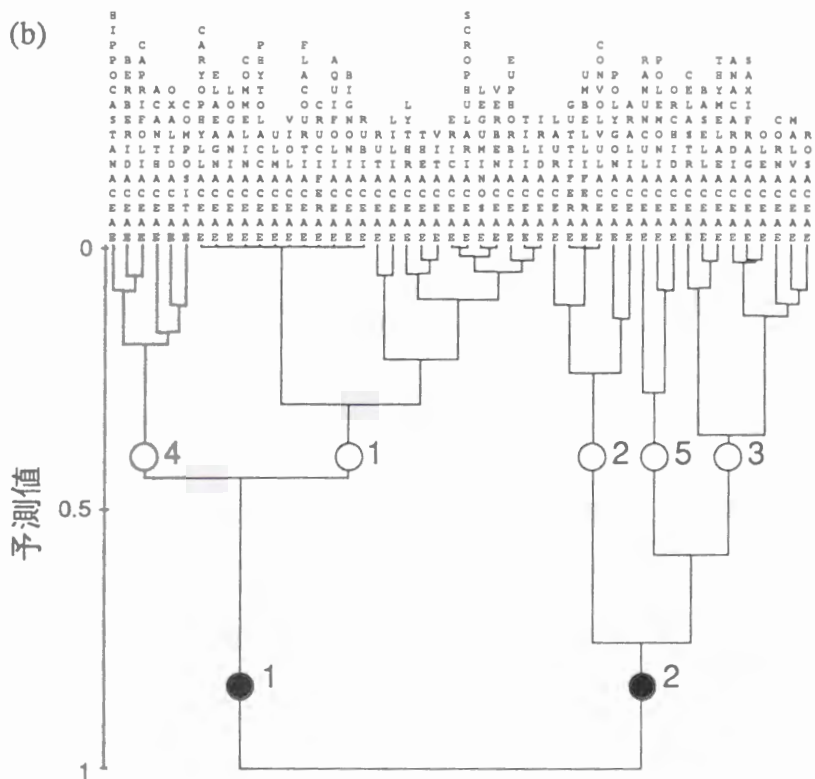
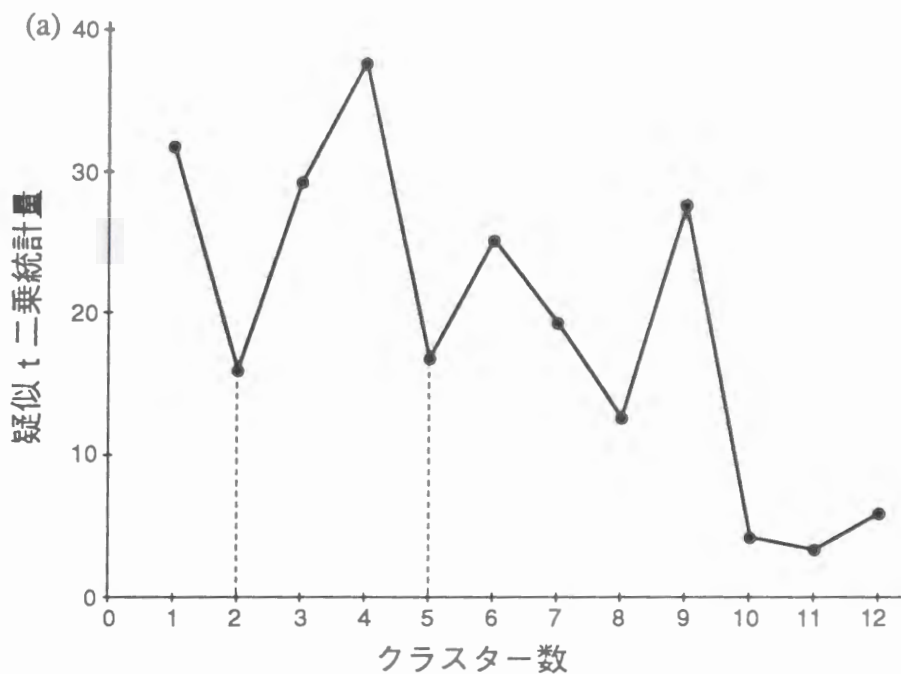


図 2-3 1. 京大構内で採集した花の科ごとの訪花昆虫群集を昆虫の目別構成比でクラスター分析した結果。クラスター数の増加にともなう疑似 t^2 統計量の変化から、2または5クラスターに分けるのが適当と考えられる(a)。それぞれ、下図(b)のように分かれた(黒丸が2クラスターに分けた場合、白丸が5クラスターに分けた場合のクラスター番号を示す)。

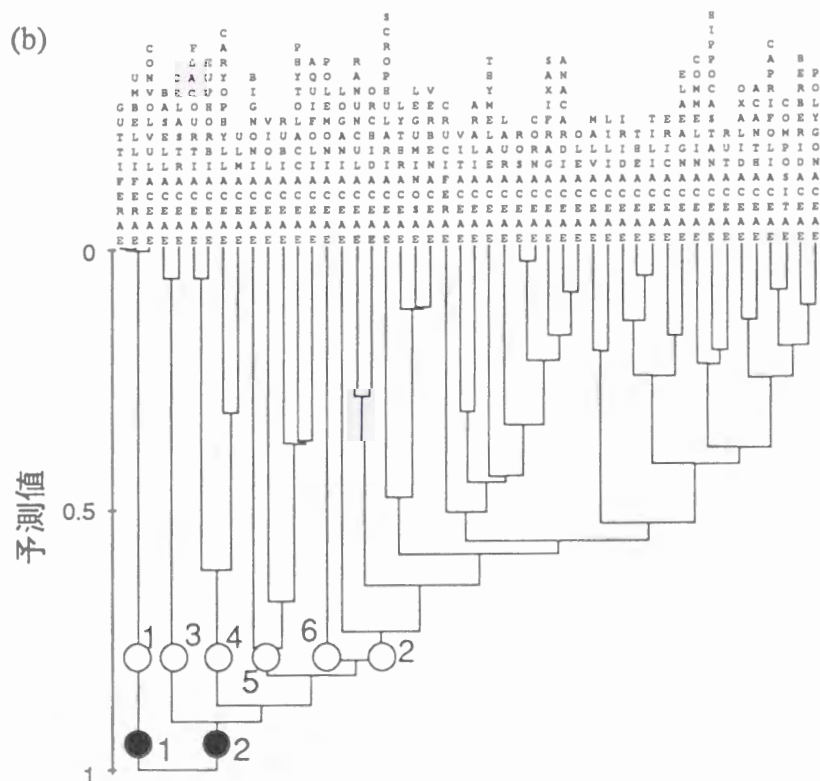
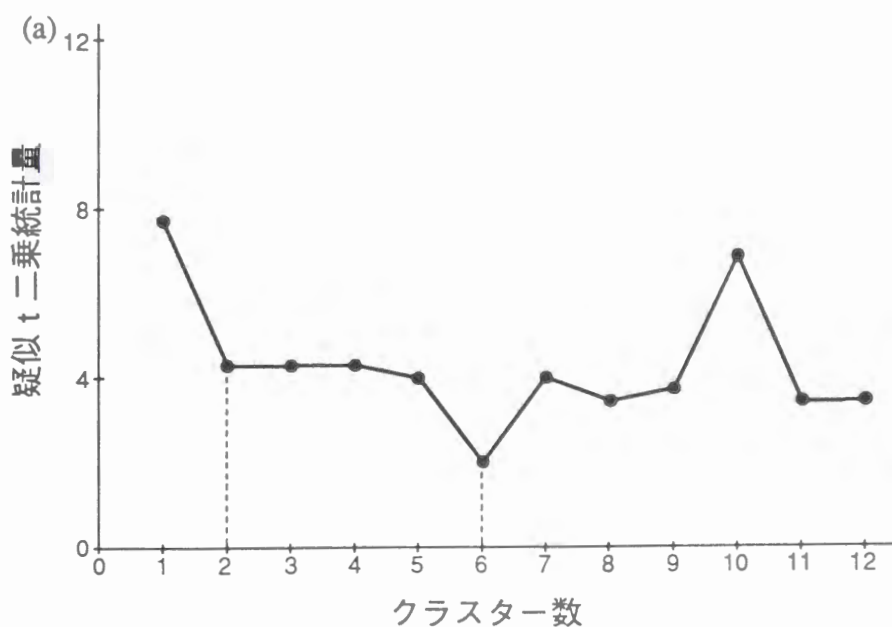


図 2-32. 京大構内で採集した花の科ごとの訪花昆虫群集を昆虫の科別構成比でクラスター分析した結果。クラスター数の増加に伴う疑似 t^2 統計量の変化から、2または6クラスターに分けるのが適当と考えられる(a)。それぞれ、下図(b)のように分かれた(黒丸が2クラスターに分けた場合、白丸が6クラスターに分けた場合のクラスター番号を示す)。

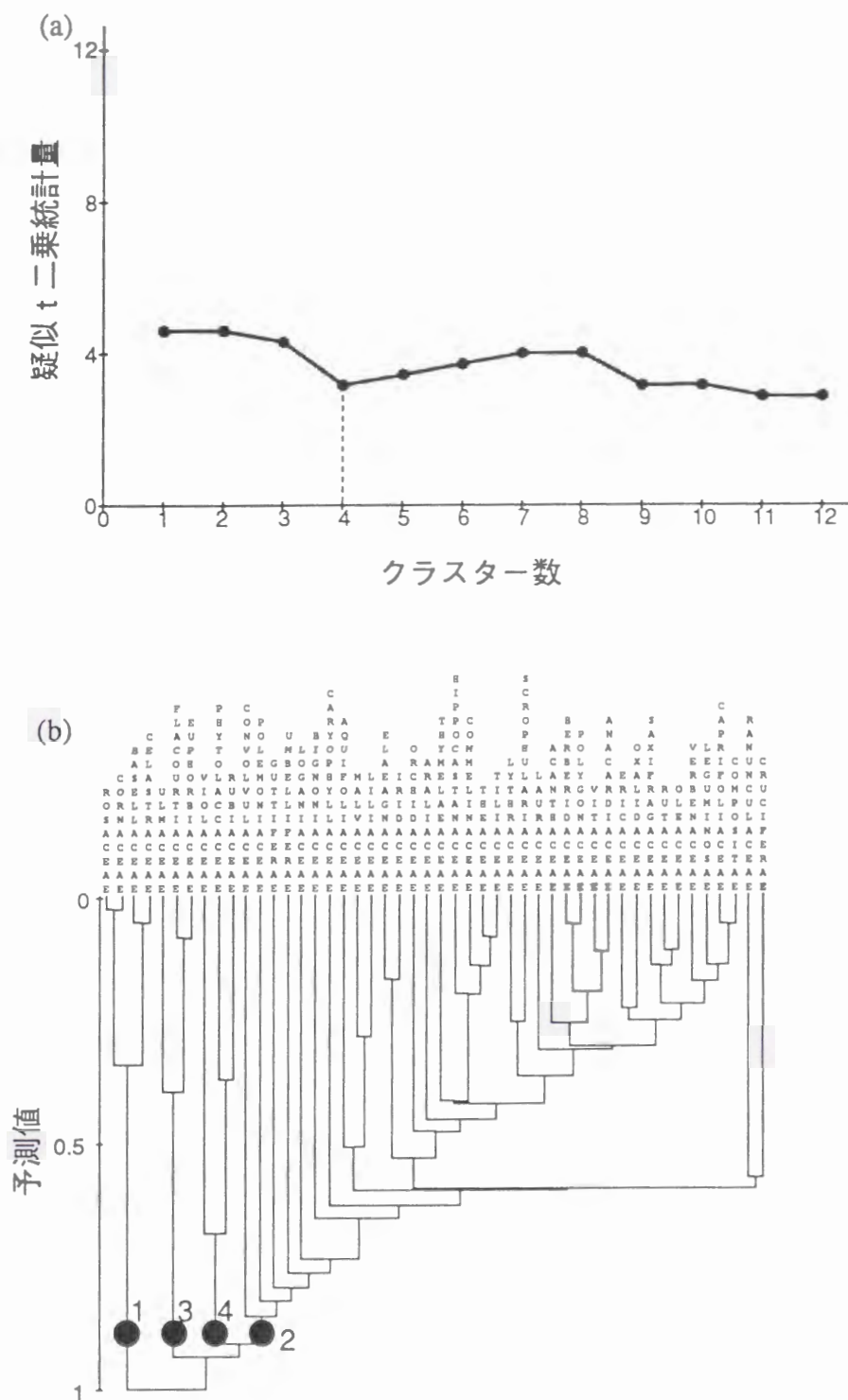


図 2-33. 京大構内で採集した花の科ごとの訪花昆虫群集を昆虫の種別構成比でクラスター分析した結果。クラスター数の増加にともなう疑似 t^2 統計量の変化は連続的で、明確に分離クラスター数を決めるのは困難だが、あえていえば、4 クラスターに分けれる(a)。4 クラスターには、下図(b)のように分かれた。

花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の目別構成比でクラスター分析した場合、疑似 t^2 統計量はクラスター数2で、一度、激減するが、むしろ、その後の増減が著しい（図2-34(a)）。クラスター分けするならば、2クラスターに分けるのがよいが、クラスター分け自体があまり適当でない可能性が高い（図2-34(b)）。

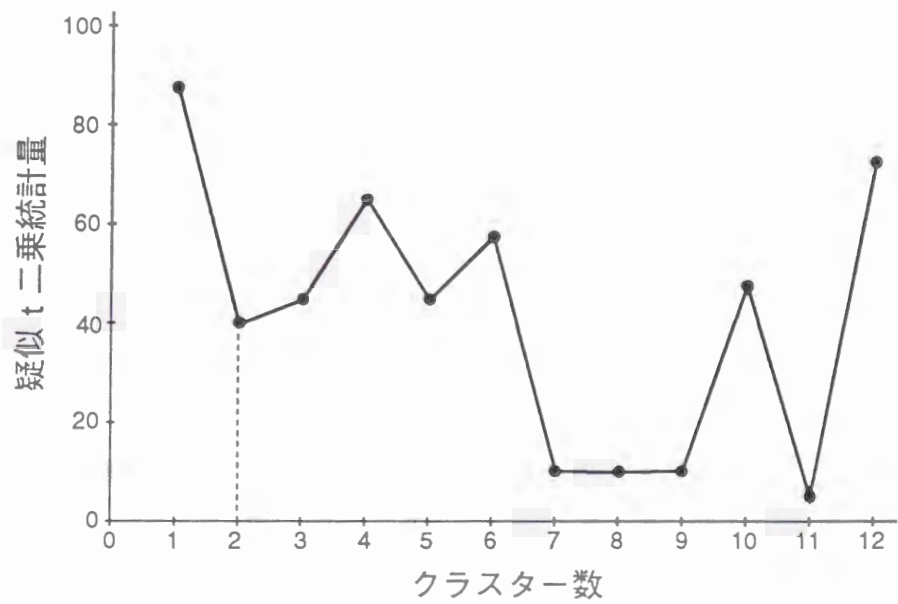


図2-34(a). 京大構内で採集した花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の目別構成比でクラスター分析した結果をクラスター数の増加にともなう疑似 t^2 統計量の変化で示す。この図から2クラスターに分けるのがよいことがわかる。

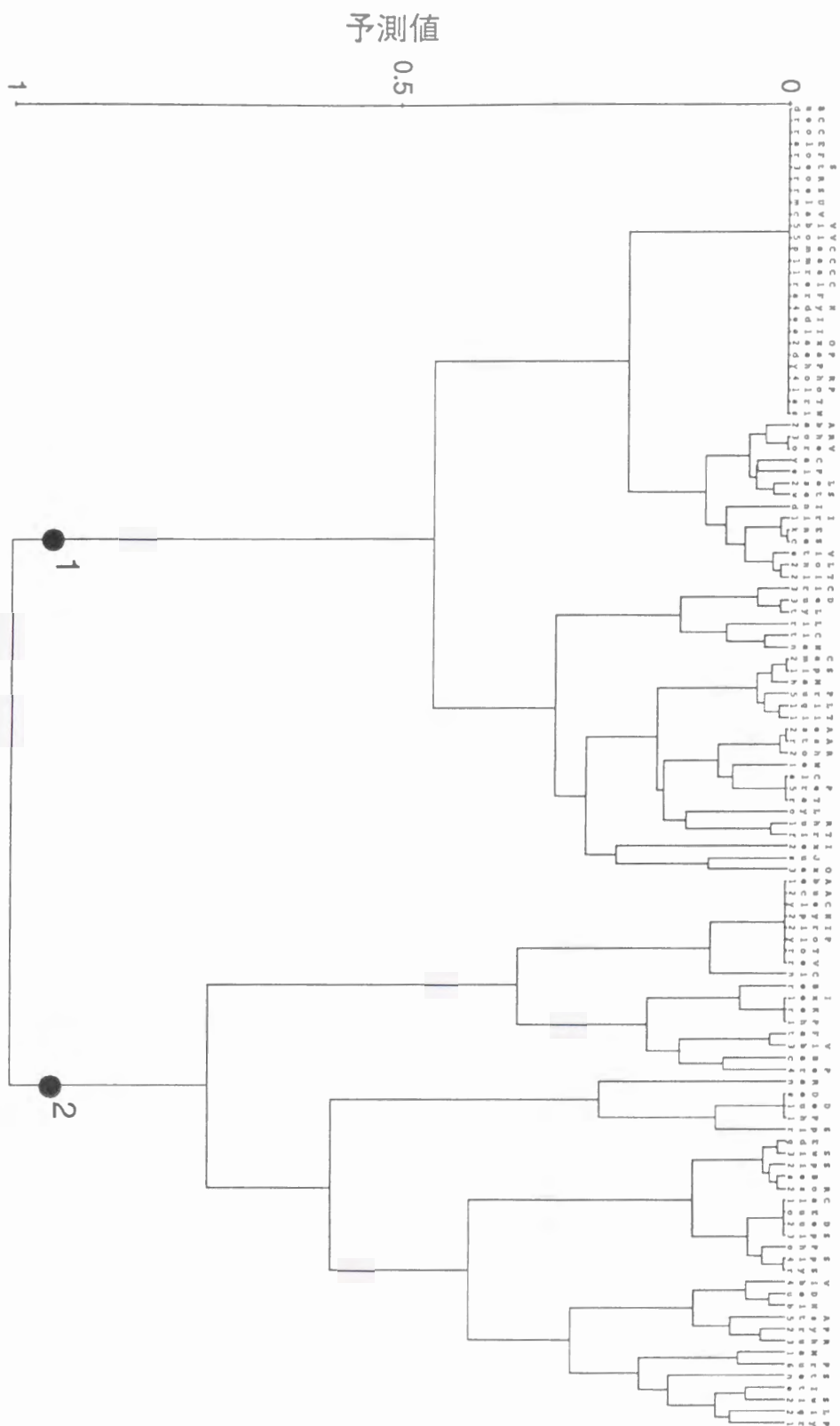


図 2-3 4 (b). 京大構内で採集した花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の目別構成比でクラスター分析した結果を示す樹上関係図。図中で、花の種を表している花コードについては表 2-9 参照。

花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の科別構成比でクラスター分析した場合、疑似 t^2 統計量はクラスター数の増加に伴って、単調に緩やかに減少する（図 2-35(a)）。あえていえば、クラスター数 4 と 7 での減少が大きい。4 クラスターないしは 6 クラスターに分けうるが、むしろ、明瞭なクラスター構造を持たない連続的な階層構造であると考えの方がよさそうな樹上図がえられる（図 2-35(b)）。

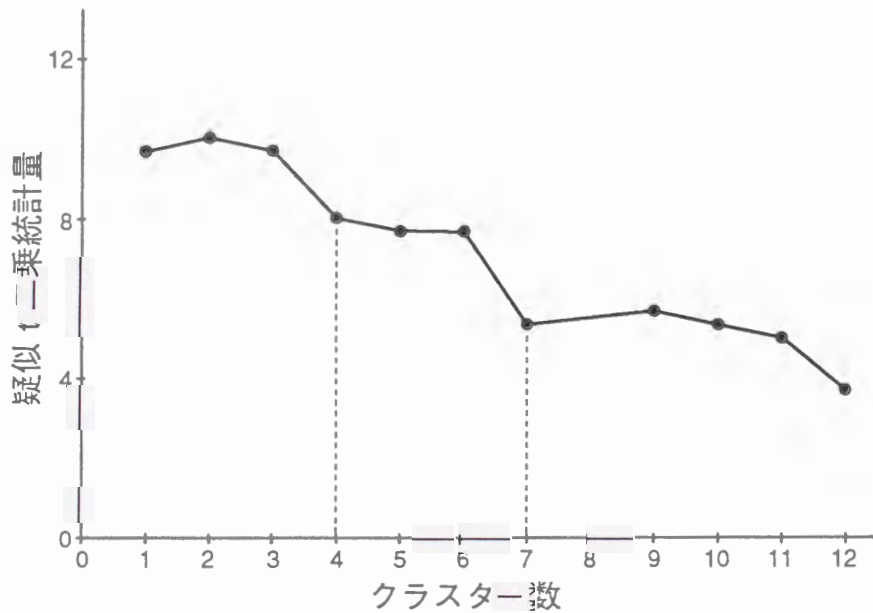


図 2-35(a). 京大構内で採集した花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の科別構成比でクラスター分析した結果。クラスター数の増加にともなう疑似 t^2 統計量の変化で示す。この図から 4 または 7 クラスターに分けるのがよいことがわかる。

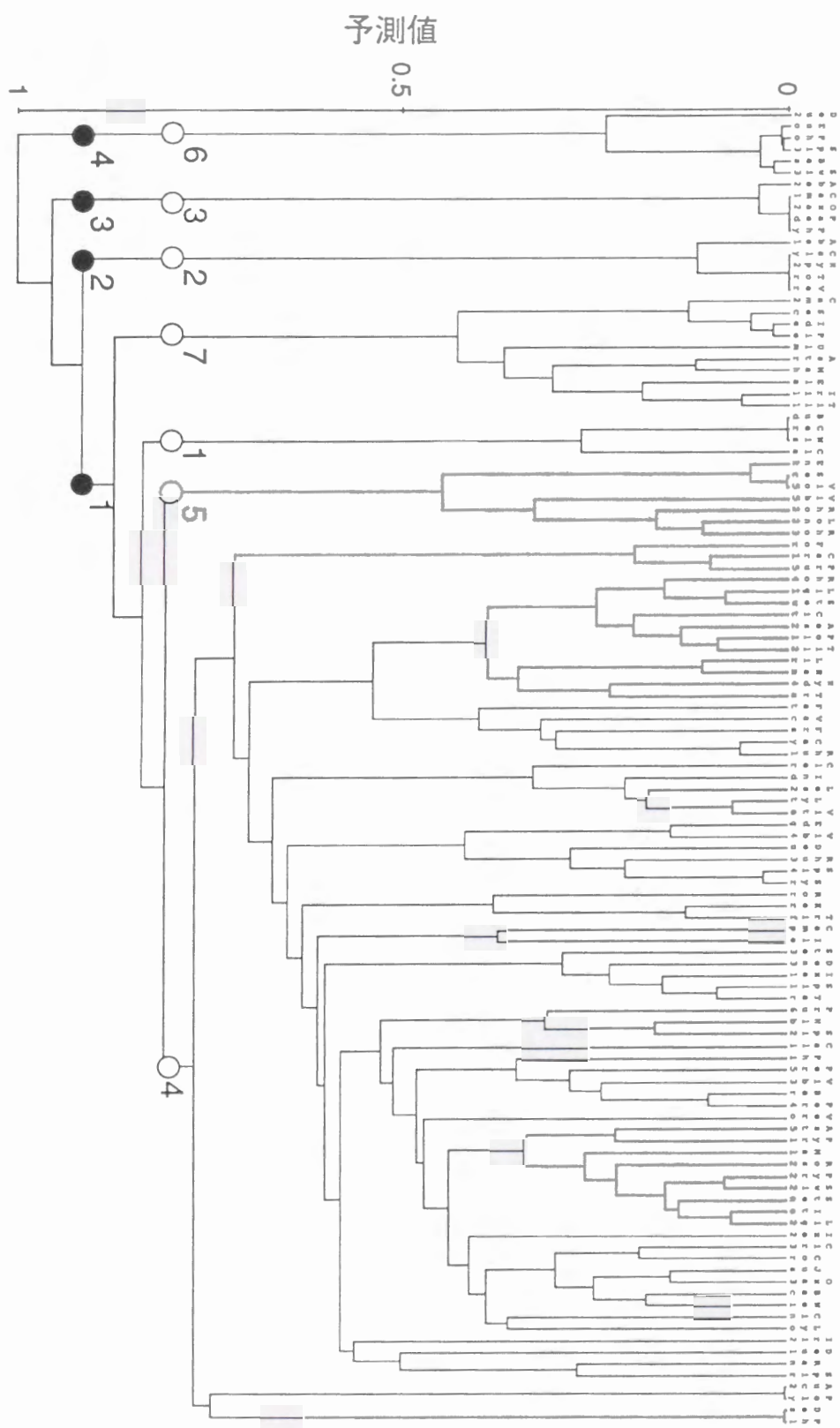


図 2-3.5(b). 京大構内で採集した花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の科別構成比でクラスター分析した結果を示す樹上関係図(黒丸が4クラスターに分けた場合、白丸が7クラスターに分けた場合のクラスター番号を示す)。図中で、花の種を表している花コードについては表 2-9 参照。

花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の種別構成比でクラスター分析した場合、疑似 t^2 統計量はクラスター数2と10で減少幅が大きいが、これもそれほど顕著な傾向とはいえない（図2-36(a)）。2クラスターないしは10クラスターに分けうるが、むしろ、明瞭なクラスター構造を持たない連続的な階層構造であると考えの方がよさそうな樹上図がえられる（図2-36(b)）。

京大構内の群集は、総じて、芦生の場合に比べて、明瞭にはクラスター分けできない傾向にあると考えられる。とりわけ、花の種ごとの昆虫群集の関係はクラスター分析になじみにくいようである。

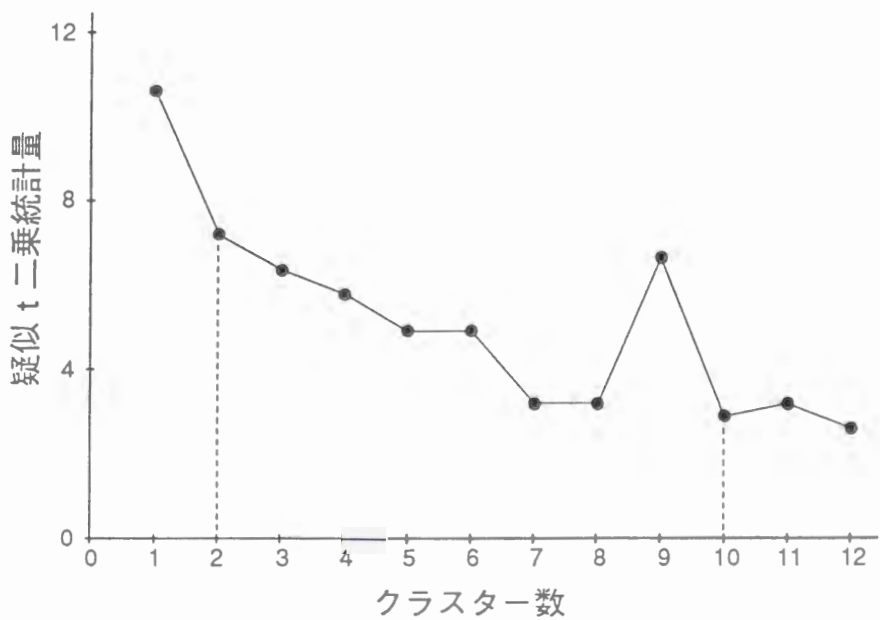


図2-36(a). 京大構内で採集した花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の種別構成比でクラスター分析した結果。クラスター数の増加にともなう疑似 t^2 統計量の変化を示す。この図から2または10クラスターに分けるのがよいことがわかる。

2-3-3. 植物別訪花昆虫群集に関する正準判別分析

(1) 方法

芦生の場合と同様に(2-2-3(1))、クラスター分析をおこなったのと同じデータで、花の科ごとの群集、花の種ごとの群集を観察対象とし、クラスター分析で得られたクラスター番号を分類変数として、目、科、種の3通りのレベルでの昆虫の構成比をデータ変数とした正準判別分析をおこなった(2-3-2参照)。解析のための計算は、1993年に京都大学計算機センターのFACOMを用いて、SASのCANDISCプロシジャーを用いておこなった(SAS Institute Inc., 1985)。原則として正準係数の絶対値が0.3以上のデータ変数を考察の対象とし、第1、第2正準変数による座標平面上での分散を考察した。第1、第2正準変数による座標平面上で観察対象の分布が重なる場合にはそのクラスター分けが不適切であると判断した。

(2) 結果・考察

花の科ごとの訪花昆虫群集を昆虫の目別構成比でクラスター分析した場合、2または5クラスターに分かれた(2-3-2(2)参照)。2クラスターに分けた場合、各観察対象を第1、第2正準変数による座標平面上にクラスター番号で示すと、図2-37(a)のようにクラスター1が右側に、クラスター2が左側に集まる。両者に重なりはないが、両方のクラスター内にはかなり横方向(第1正準変数)の分散が残っている。第2正準変数はいずれの観察対象でもほぼ0である。正準係数の絶対値は、第1正準変数では膜翅目(-0.93)、双翅目(0.42)、鞘翅目(0.57)でその他は0.4以下であった。すなわち、クラスター1の花の科(トチノキ科、ブドウ科など)は膜翅目が多く、クラスター2の花の科(セリ科、バラ科、タデ科など)は膜翅目以外が多いと考えられる。これは、パターンとしては芦生の同じレベルの解析結果とよく似ている。5クラスターに分けた場合

は、図 2-3 7 (b)のようにクラスター 1、クラスター 3、クラスター 4 が分離されない。すなわち、5 クラスターに分けるのは不適當である。

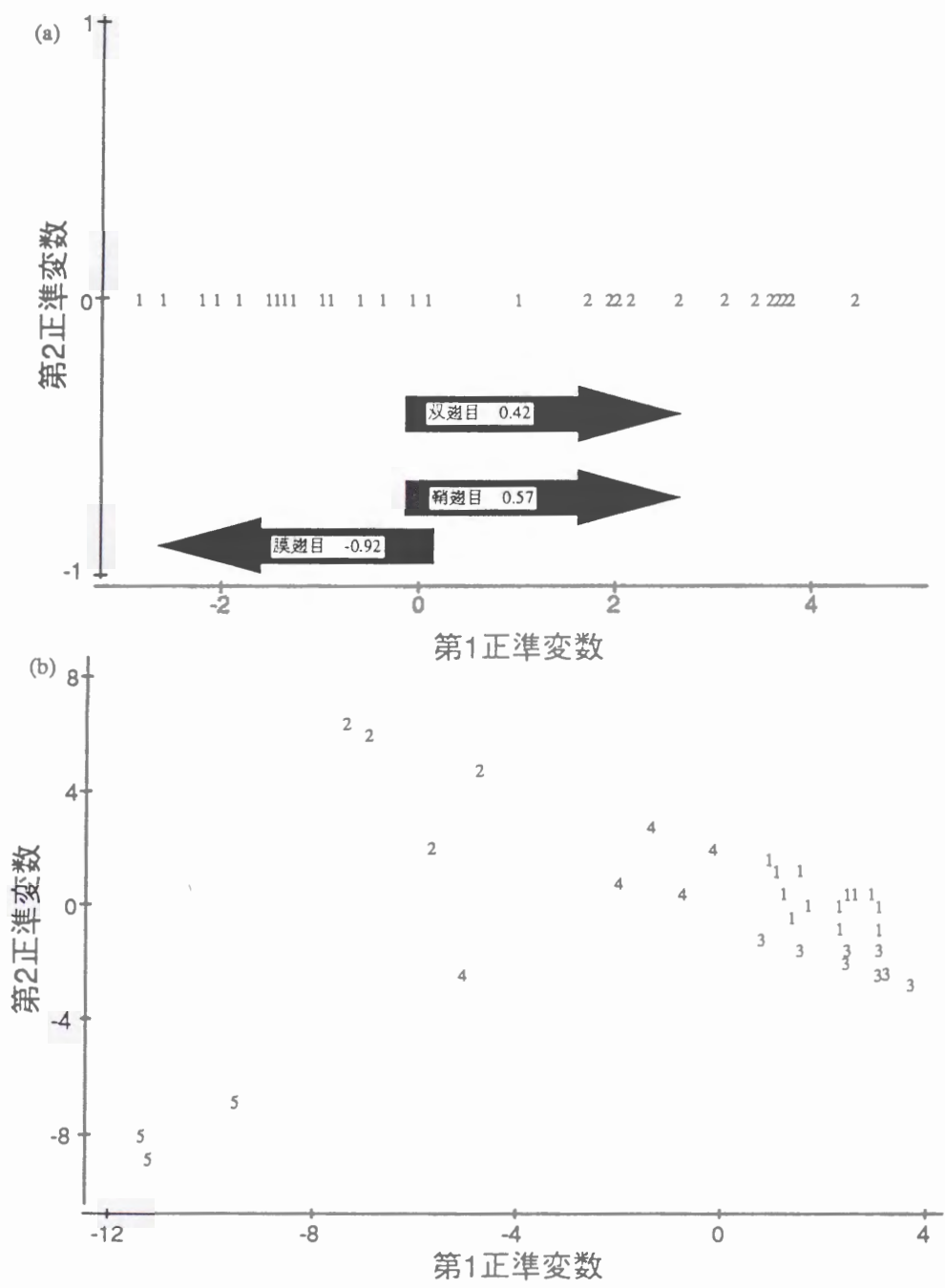


図 2-3 7. 京大構内で採集した花の科ごとの訪花昆虫群集を昆虫の目別構成比でクラスター分析すると 2 または 5 クラスターに分かれた(図 2-3 1 参照)。この分類レベルでクラスター番号を分類変数として正準判別分析した結果を、第 1、第 2 正準変数による座標平面上に各花の科をクラスター番号で示すことで表す。(a)は 2 クラスターに分けた場合で、絶対値が 0.4 以上の正準係数を図中に矢印で示す。(b)は 5 クラスターに分けた場合で、クラスター間の分離が不明瞭で、5 クラスターに分けるのが不適當であることを示す。詳細本文。

花の科ごとの訪花昆虫群集を昆虫の科別構成比でクラスター分析した場合、2または6クラスターに分かれた（2-3-2（2）参照）。2クラスターに分けた場合、各観察対象を第1、第2正準変数による座標平面上にクラスター番号で示すと、図2-38(a)のようにクラスター1が左側に、クラスター2が右側に集まる。いずれもほぼ1点に集まり、重なりは全くない。第2正準変数はいずれの花の科でも0である。分離の明瞭さでは、このレベルの解析がもっとも、優れている。第1正準変数にかかる正準係数の絶対値は、ハナアブ科で0.96と大きく、その他の科ではすべて0.3以下であった。すなわち、クラスター1の花の科（セリ科）などはハナアブが多く、クラスター2（トチノキ科、ブドウ科、バラ科など）はハナアブが少ないと考えられる。6クラスターに分けた場合、各観察対象を第1、第2正準変数による座標平面上にクラスター番号で示すと、図2-38(b)のように、それぞれの番号のクラスターが1点に集まる。分離のしかたは、明瞭だが、正準係数の絶対値が0.4を越えるものだけで、図に示したように7科もあり、この6クラスターの特徴を一言で表現するのは困難である。

花の科ごとの訪花昆虫群集を昆虫の種別構成比でクラスター分析した場合、4クラスターに分かれた（2-3-2（2）参照）。各観察対象を第1、第2正準変数による座標平面上にクラスター番号で示すとそれぞれの番号のクラスターが1点に集まる（図2-39）。クラスター1は右上、クラスター3は左下と明瞭に分かれるが、クラスター2とクラスター4はかなり接近している。正準係数の絶対値は、第1正準変数ではニホンミツバチが高く（0.92）、第2正準変数ではヒメマルカツオブシムシが高い（0.90）。すなわち、クラスター1の花の科（バラ科など3科）ではヒメマルカツオブシムシが多く、クラスター3（ニレなど3科）ではニホンミツバチが多いといえるが、残りの大多数の科を含むクラスター2とクラスター4についてはよく分からないとしかいえない。

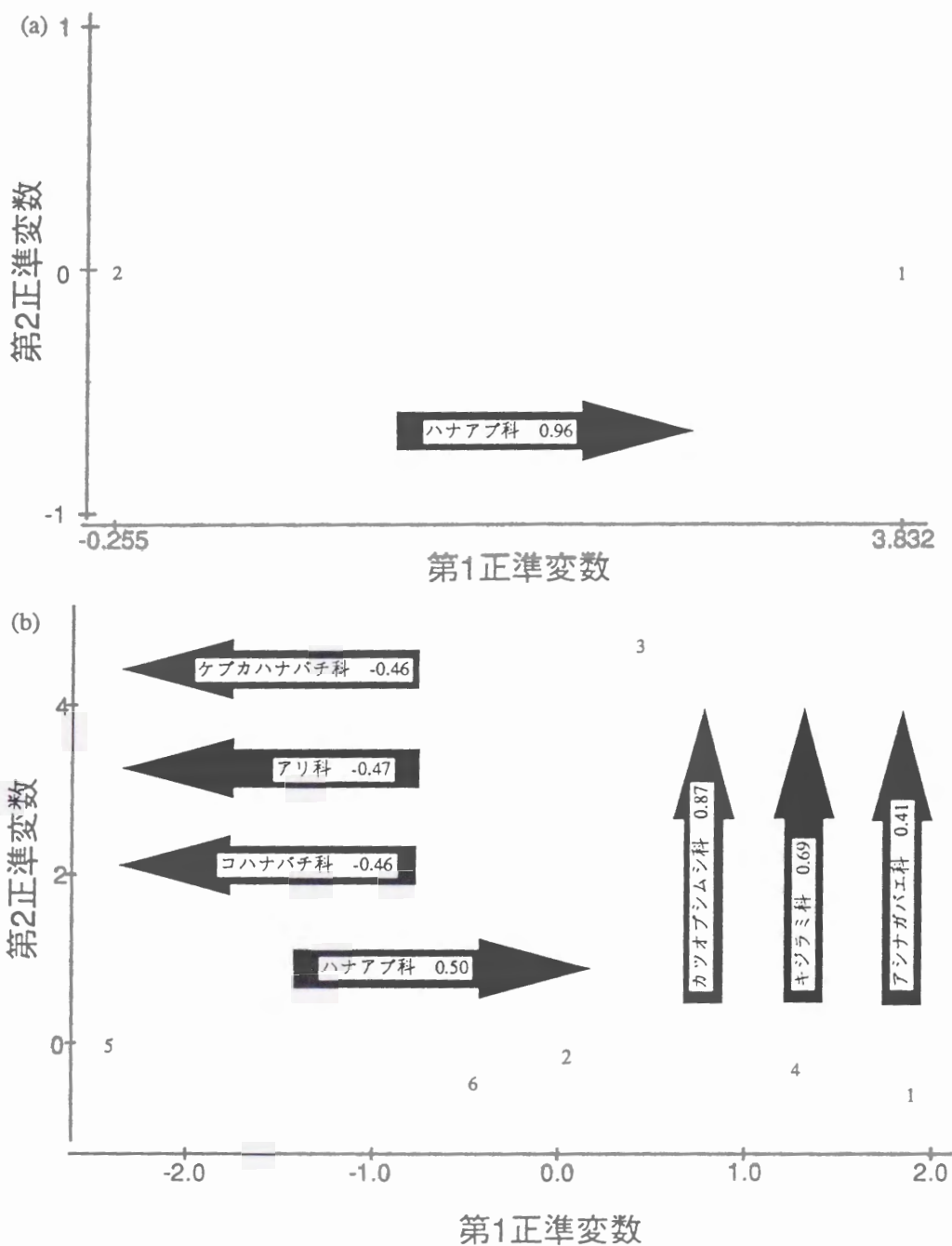


図 2-38. 京大構内で採集した花の科ごとの訪花昆虫群集を昆虫の科別構成比でクラスター分析すると 2 または 6 クラスターに分かれた (図 2-32 参照)。この分類レベルでクラスター番号を分類変数として正準判別分析した結果を、第 1、第 2 正準変数による座標平面上に各花の科をクラスター番号で示すことで表す。(a) は 2 クラスターに分けた場合で、(b) は 6 クラスターに分けた場合。絶対値が 0.4 以上の正準係数を図中に矢印で示す。詳細本文。

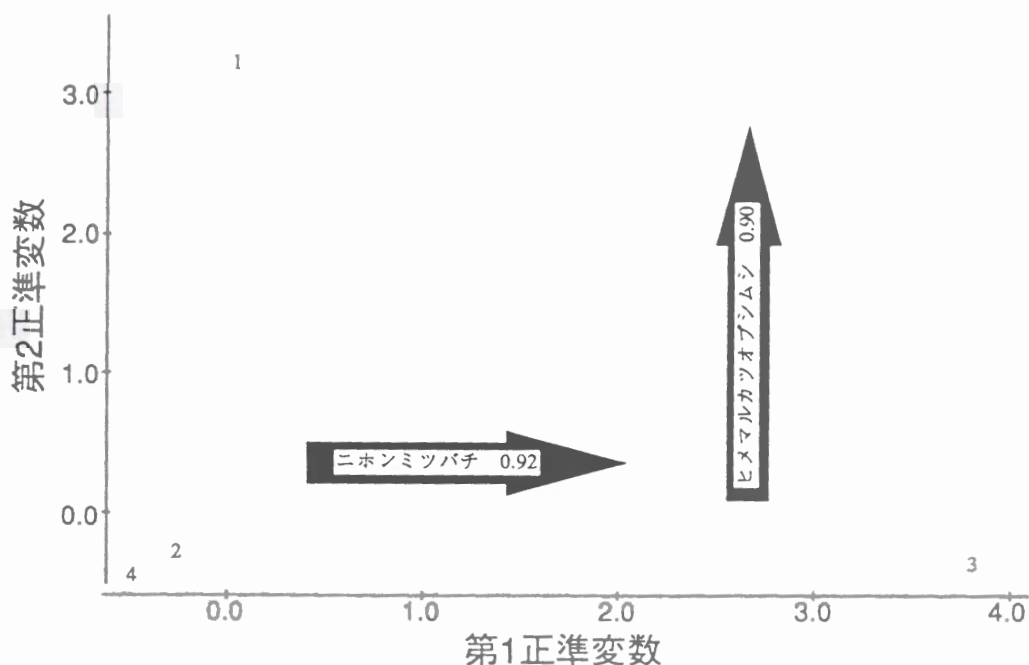


図 2-39. 京大構内で採集した花の科ごとの訪花昆虫群集を昆虫の種別構成比でクラスター分析すると4クラスターに分かれた(図 2-33 参照)。この分類レベルでクラスター番号を分類変数として正準判別分析した結果を、第1、第2正準変数による座標平面上に各花の科をクラスター番号で示すことで表す。各クラスターの花の科はいずれも図のようにほぼ一点に集まる。絶対値が0.6以上の正準係数を図中に矢印で示す。詳細本文。

花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の目別構成比でクラスター分析した場合、2クラスターに分けるのがよいことになった(2-3-2(2)参照)。各観察対象を第1、第2正準変数による座標平面上にクラスター番号で示すと、図 2-40 のように、左側にクラスター1が、右側にクラスター2が集まるが、両者は中央で重なり、明瞭には分離しない。したがって、このクラスター分けはあまり適当ではないと考えられる。クラスター分析そのものが不適当なのであまり深く考えても意味がないが、とりあえず、絶対値の大きな正準係数は、第1正準変数で膜翅目-0.98、双翅目0.48、鞘翅目0.60、第2正準変数でザトウムシ目-0.69である。これは、芦生におけるこのレベルの解析とパターンとしてはよく似ている。

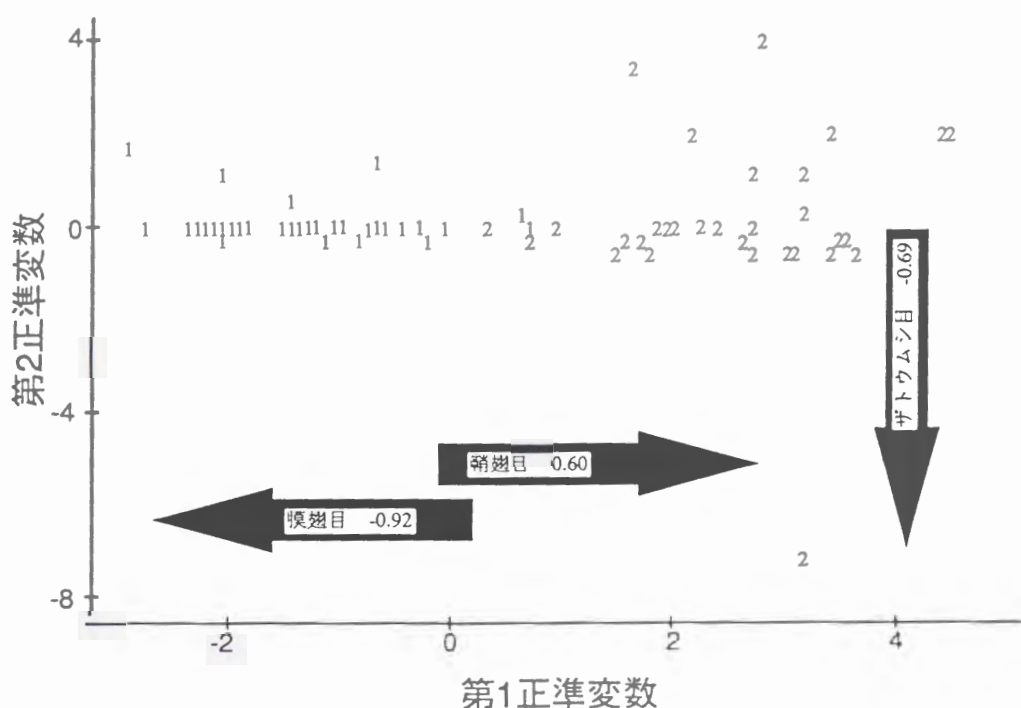


図2-40. 京大構内で採集した花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の目別構成比でクラスター分析すると2クラスターに分かれた(図2-34参照)。この分類レベルでクラスター番号を分類変数として正準判別分析した結果を、第1、第2正準変数による座標平面上に各花の種をクラスター番号で示すことで表す。絶対値が0.4以上の正準係数を図中に矢印で示す。詳細本文。

花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の科別構成比や種別構成比でクラスター分析した場合、クラスター分析における疑似 t^2 統計量の変化だけからみても、クラスター分けがあまり適切とはいえない状況ではあったが(2-3-2(2)参照)、とりあえず、疑似 t^2 統計量が示す分けうるクラスター数で分けた場合のクラスター番号を、そう分けた場合の正準判別変数に対して、プロットしてみた。科別構成で分けた場合は、4クラスターに分けても、7クラスターに分けても明瞭には分離せず、不適切なクラスター分けであることが分かる(図2-41)。種別構成比で10クラスターに分けた場合もクラスター2とクラスター9のみが分離し、のこりの8クラスターが1カ所にかたまってしまい、不適切なクラスター分けであることが分かる(図2-42(b))。ただし、種別構成比で2クラスターに分けた場合には、きれいに左右に分離する(図2-42(a))。こ

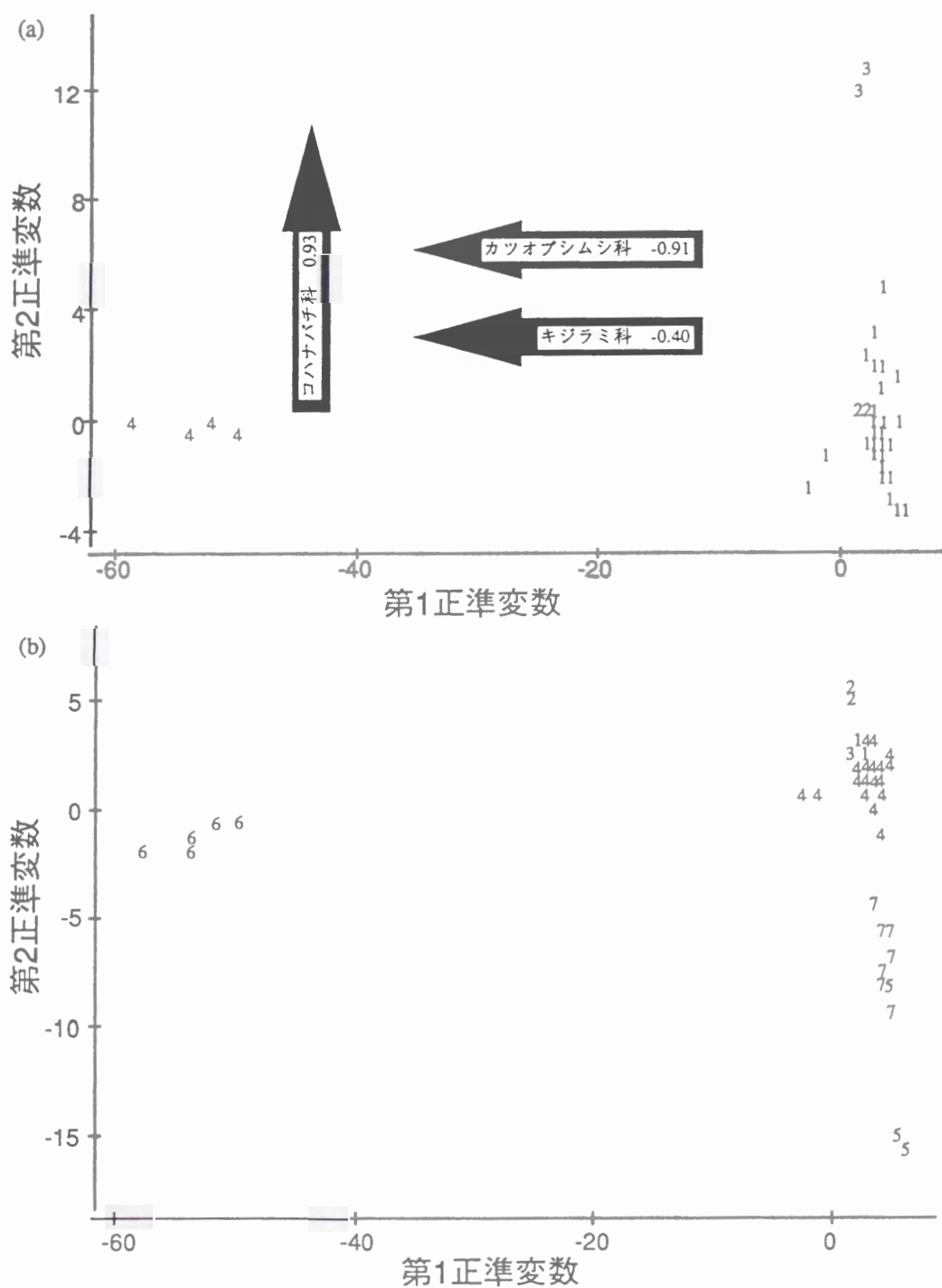


図 2-4 1. 京大構内で採集した花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の科別構成比でクラスター分析すると 4 または 7 クラスターに分かれた (図 2-3 5 参照)。この分類レベルでクラスター番号を分類変数として正準判別分析した結果を、第 1、第 2 正準変数による座標平面上に各花の種をクラスター番号で示すことで表す。(a) は 4 クラスターに分けた場合で、(b) は 5 クラスターに分けた場合。いずれも、クラスター間の分離が不明瞭で、この分類レベルでのクラスター分けが、不適当であることを示す。詳細本文。

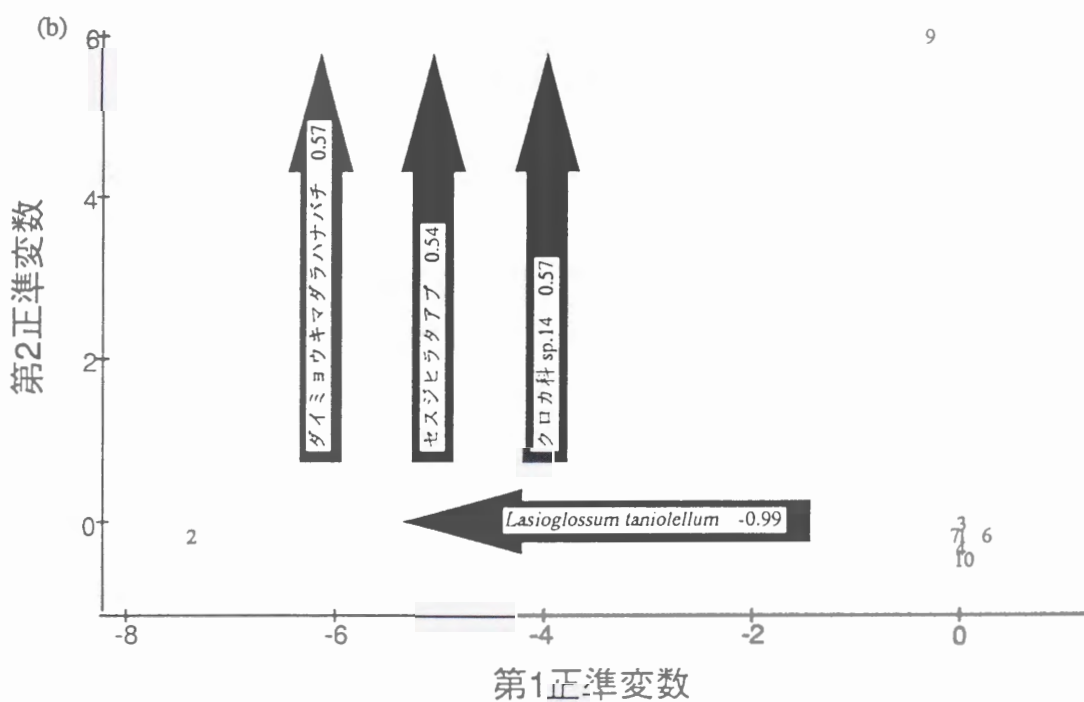
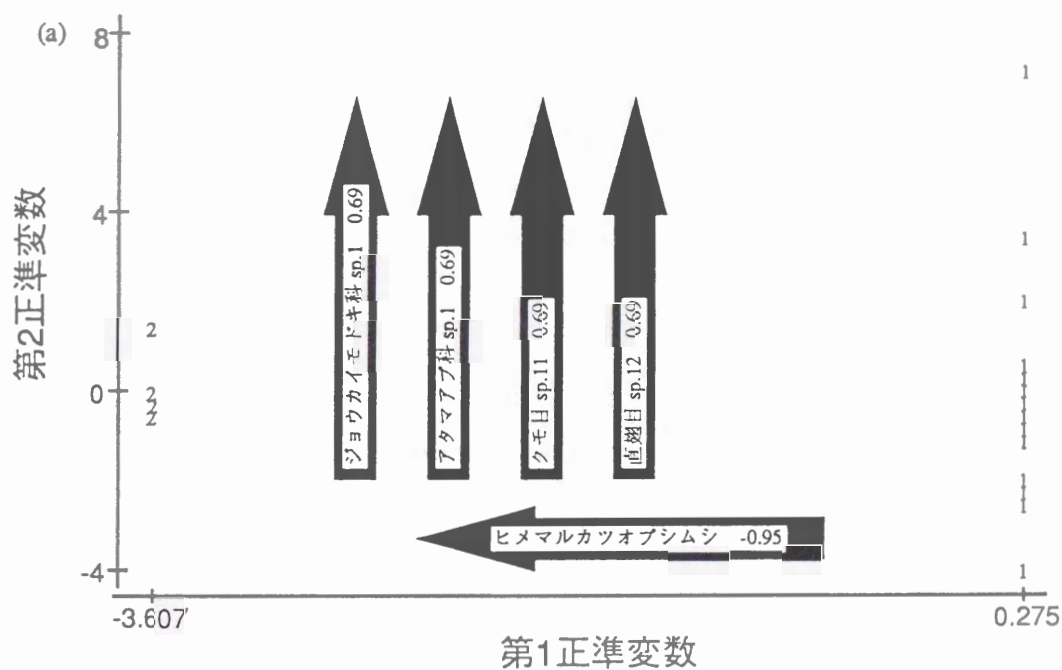


図 2-42. 京大構内で採集した花の種ごとの訪花昆虫群集を昆虫の種別構成比でクラスター分析すると2または10クラスターに分かれた(図 2-36 参照)。この分類レベルでクラスター番号を分類変数として正準判別分析した結果を、第1、第2正準変数による座標平面上に各花の種をクラスター番号で示すことで表す。(a)は2クラスターに分けた場合で、絶対値が0.4以上の正準係数を図中に矢印で示す。(b)は10クラスターに分けた場合で、クラスター間の分離が不明瞭で、10クラスターに分けるのが不適当であることを示す。詳細本文。

の時の第1正準変数にかかる正準係数で絶対値が最大なのはヒメマルカツオブシムシの-0.95である。すなわち、ヒメマルカツオブシムシの多少で2クラスターに分けられることを示唆している。

芦生の場合とは、異なり、全体を通してみると、分類レベルの異なる解析の結果が互いにかなり矛盾している。昆虫の目レベルの構成比では芦生の場合同様に膜翅目がクラスター分けに効いているようで、科レベルではハナアブ科（双翅目）がクラスター分け効いているようで、種レベルではヒメマルカツオブシムシ（鞘翅目）がクラスター分け効いているようである。結局のところそれぞれの分類レベルで個体数の多いグループの分散が効いているかのような結果がでてしまったものと思われる。また、花の側を科レベルから種レベルに落とすと、クラスター分けの困難さが増してしまう。

こうした奇妙な結果は、人的攪乱の大きな地域ゆえのことと考えられるが、芦生の結果とともに、考察することで、有意義なものになると思われるので、以下、芦生と京大構内の両方の群集に関する統計解析の結果を総合的に考察することにする。

2-4. 考察

（1）分類レベルとギルド構造

本論文で扱う「訪花昆虫群集」は、基本的には「花を訪れる」という共通の生態的特性を持つ「昆虫群集」である。すでに述べたように、厳密には昆虫でない近縁の節足動物を含むが、ギルド構造を考える上では同じような生態的地位を占めうる近縁の種を解析に含めることは有効であると思われる。調査をおこなった地域での、調査期間の訪花者群集は、この調査で採集された昆虫とその近縁の節足動物で、ほとんどをしめると考えられる。鳥などの脊椎動物の訪花は冬季以外にはほとんど観察されない。

訪花昆虫のギルド構造を考える場合、事前に訪花の目的を明らかにできれば、その方が有効である。食花粉者、吸蜜者、捕食者を含む「訪花昆虫群集」をひとまとめにしたまま、扱うのは、問題があるように思える。しかし、数百種に及ぶ昆虫の食性を正確に調べるのは困難である。2-2-1 (2) や2-3-1 (2) で述べたように、その分類群からある程度、食性を予測することはできるが、こうした不完全な情報に基づく先入観を持って解析することにも問題がある。そこで、本章では、とりあえず、それぞれの分類群に属する主要な訪花昆虫の食性を上記の節でまとめ、一度、そうした食性の情報を無視した機械的な多変量解析をおこない、その結果を主要な訪花昆虫の食性をふまえて、解釈するという手順を踏んだ。

結果的には、捕食性の分類群の構成比は全分散にはかなりの影響を及ぼすものの、クラスター分析で得られたクラスター間の分散にはあまり影響を持たなかった。この傾向は昆虫の目別構成比を用いた解析の場合にとりわけ顕著である。いずれの地域でも、植物の分類レベルによらず、昆虫の目別構成比を用いた解析では、おおまかには2クラスターに分かれ、この両クラスター間の分散はほとんど主要な訪花性昆虫を含む5目（膜翅目、双翅目、鞘翅目、鱗翅目、半翅目）で要約されて第1正準判別変数となる。とりわけ、膜翅目の効果が第1正準判別変数に対して大きかった。しかし、ザトウムシ目（京大）やカゲロウ目、脈翅目（芦生）などの捕食性のグループも全分散にはかなりの影響があるため、第2正準判別変数には強い相関をもち、全体としてはこの方向の分散がかなり残る場合もあるものの、クラスター間の分散はこの方向にはほとんどなかった。なお、本論文では省略したが、本章のデータをもとに、主成分分析をおこなった場合には、第1主成分に捕食性のグループが効いてくる傾向が、目別のみならず、科別や種別の構成比でもみられ、第1，2主成分平面上では観察対象の分離は見られない。

以下の3つの仮定が成り立つならば、この章でおこなったような解析によって、捕食者や盗蜜者を区別せずに分析しても、自動的に、主要送粉

者による植物のクラスター分けがおこなえるはずである：①植物は、送粉者をめぐる競争の結果、利用する送粉者ごとの植物ギルドに分かれている。②それぞれの植物ギルドの花が提供する資源の存在様式は、訪花昆虫間の資源をめぐる競争において、その送粉者にとりわけ有利な様式である。③その花上の訪花昆虫群集にしめる送粉者の比率が資源をめぐる競争の結果、他の昆虫に比べて著しく高まって、特徴的な昆虫ギルドを形成する。

この章での解析結果は、芦生の原生林内で上記の仮定が満たされており、京大構内で満たされていない場合に期待される結果になった。論理的には、逆は必ずしも真ではないが、他の状況を総合的に考えれば、この結果から上記に仮定したような競争関係に基づいた群集の組立が芦生の原生林において実現していると推察することはできる。ここでは、上記の仮定が芦生では成り立ち、京大構内では成り立たないため、芦生のクラスター分析はうまくいき、京大構内のクラスター分析はうまくいかなかったとして、以下の議論をすすめることにする。

上記①の植物ギルドを形成する際の単位が科であったならば、すなわち、植物の科が分化する以前に植物の送粉者が決定していたならば、植物の種ごとの訪花昆虫群集を考えるよりも、植物の科ごとの訪花昆虫群集を考えたほうが、サンプル数が多くなるために、明瞭なクラスター分けができることができたはずである。現実には、芦生では、科の内部に分化のある科が多く、科ごとのクラスター分析の結果は種ごとのものに比べて理解しにくいものになった。したがって、原則としては植物の種ごとの昆虫群集を最小単位として分析をする方がよいと考えられる。ただし、植物の種ごとに分けることによって、個々のサンプル数が減るためのエラーが出ることも無視できない。たとえば、後に述べるように（3-4）、トチノキの場合、科ごとのクラスター分析の方が、種ごとの分析よりも適当な結果をになっている。

この章でおこなった多変量解析は、一見、数量分類の手法と似ている。しかし、ランダムに選んだ多数の定量的形質によって多変量解析の手法か

ら系統分類をおこなう数量分類とは本質的に異なる。この章の分析で選ばれている変量は、訪花昆虫の構成比というきわめて適応的な特定の形成だけであって、こうした形質が系統関係を越えて、収斂することは、ごく、自然なことである。したがって、植物科内に分化があったことは、その科の単系統性とは無関係であるし、種ごとのクラスター分析でえられた樹上図が、植物の系統関係とほとんど無関係であることは、さほど不思議なことではない。

以上より、芦生の植物は、系統的に異なるいくつかの種が同じ送粉者を利用することでひとつの植物ギルドを形成していると考えられる。次の問題として、「同じ送粉者」というのが、種レベルで同じなのか、科レベルで同じなのか、目レベルで同じなのかという、昆虫の側の類単位の問題がある。本来的に、ギルドの構造は多元的な階層構造を持つものである。たとえば、膜翅目に媒介される植物ギルドの中に、マルハナバチ亜科に媒介される植物ギルドがあり、その中に、トラマルハナバチに媒介される植物ギルドと、ミヤママルハナバチに媒介される植物ギルドがあるということは、十分ありうることである。ギルドは、「同じような」生態的地位を占めている種の個体群からなる群集であるが、どの程度に「同じ」生態的地位を持つものをひとつのギルドにまとめるかは、恣意的なものである。

ただし、本章の結果の示すところによれば、現実には、芦生の虫媒花の中に膜翅目媒介植物ギルドといえるようなひとまとめにできる単位があるかどうかは、疑問である。目レベルの構成比によるクラスター分析は、より高次の分類レベルの分析に比べて、正準判別分析において著しく分離度が悪く、目レベルの構成によるクラスター分析の不適切さを物語っている。一方、上記の仮定を認めるならば、マルハナバチ媒介植物ギルドの存在はかなり確からしく、その中に少なくともミヤママルハナバチ媒介植物ギルド（クラスター番号111、表2-7）とトラマルハナバチ媒介植物ギルド（クラスター番号112）が存在すると考えられる。マルハナバチ媒介植物ギルドにおけるマルハナバチの構成比率の高さは、膜翅目の構成比の

高さとなる。しかし、膜翅目の構成比率の異なる植物種がほとんど連続的に存在するため、単純に構成比に注目した場合、膜翅目媒介植物を明瞭に分離することは困難である。

上記の仮定のもとでは、昆虫の分類レベルを変えた場合の結果は芦生の場合のように、本来、論理的な整合性をもった階層構造を示すはずである。すなわち、種レベル構成比のクラスター分けに効いた種を含む科は、科レベル構成比のクラスター分けに効き、その科を含む目は目レベル構成比のクラスター分けに効くはずである。京大において、目レベルの構成比では芦生の場合同様に膜翅目がクラスター分けに効いているようで、科レベルではハナアブ科（双翅目）がクラスター分け効いているようで、種レベルではヒメマルカツオブシムシ（鞘翅目）がクラスター分け効いているようであったのは、上記の仮定が成り立っていないためと考えられるが、これについては後ほど考察する（2-4（3））。

芦生におけるマルハナバチ媒介植物ギルド以外の植物、すなわち、クラスター番号223（または、123）の中には、複数の植物ギルドが存在する可能性がある。この調査では、採集時刻の異なる標本をすべてまとめて扱っている。しかし、現実には時刻の記憶能力の高いミツバチのような昆虫を送粉者として、特定の時刻にだけ花蜜を分泌することでその時刻にだけ、送粉者の比率の高まる植物がある（本論文3-2、Kakutani *et al.*, 1989; 角谷, 1991a, 1992）。こうした植物も複数種存在し、ひとつの、あるいは、複数の植物ギルドを構成する可能性がある。こうした植物には花蜜分泌していない時刻に多種の昆虫が訪花するため、今回のような解析ではギルドとして分離できない。

また、マルハナバチ媒介植物ギルド以外の植物の中には、チョウ媒介、ハナアブ媒介、ハエ媒介、甲虫媒介なども含まれる可能性がある。ただし、こうした昆虫の中の1種に特殊化した植物ギルドや、特定の科に特殊化した植物ギルドがあれば、ここでの解析で分離される可能性が高い。また、昆虫の目レベルでのクラスター分離は、すでに述べたように、不明瞭なも

のであったから、鱗翅目媒介、双翅目媒介、鞘翅目媒介などの植物ギルドは存在しないか、仮にしたとしても、上記の仮定②や③が満たされないかのいずれかであろう。

マルハナバチ媒介植物ギルド以外の植物の中には、送粉者を特定しない不特定媒介植物ギルドとでも呼ぶべきものも存在すると考えられる。春先に開花期を互いに違えるように、咲き分けている開花期間の短い植物は、送粉者を特に特定しなくとも、送粉者をめぐる競争を受けにくい。逆に、春先の気候の不安的な時季に送粉者を特定しすぎることは、送粉者の不足による送粉の失敗を招く危険がある。他方、マルハナバチ媒介植物は夏以降に比較的長い開花期間をもって、開花している。

以上より、芦生の虫媒植物群集には、ミヤママルハナバチ媒介植物ギルドとトラマルハナバチ媒介植物ギルドからなるマルハナバチ媒介植物ギルドがあり、この植物ギルドに入る植物の種は、それぞれに送粉者であるマルハナバチに有利な資源提供をしていると考えられる（具体的には、たとえば、本論文3-3のツリフネソウのように形態的に花蜜を保護する）。こうした植物ギルド上の訪花昆虫群集では、送粉者であるマルハナバチが主たる訪花者となり、他の訪花昆虫は時刻を問わずほとんど訪花しない。これ以外の植物は、少なくとも、不特定媒介植物ギルドと、時刻によって送粉者を特定している植物ギルドからなる。こうした植物上の訪花昆虫群集からは、マルハナバチは競争によって排除されている可能性が高い。

「マルハナバチが競争によって排除されている」というのは、にわかには信じがたいことであるが、次章以降の調査結果（3章）とモデルによる考察（4章）が、この点をより確からしくする。

（2）マルハナバチの重要性

マルハナバチが芦生における花の種ごとの訪花昆虫群集をクラスター分けする上で、重要な昆虫であることは確かである。上記の仮定を認めるならば、これはマルハナバチだけを送粉者とする植物ギルドが存在するた

めである。日本の原生林のように多種の訪花昆虫が存在する地域において、あえて、送粉をマルハナバチだけに依存することにどのような意義があるのだろうか。芦生には3000種以上の訪花昆虫がいると推定された。芦生での種別の採集個体数を考えるとミヤママルハナバチやトラマルハナバチよりも、ニホンミツバチやツマグロキンバエの方が多い。マルハナバチに特殊化した植物が存在すると考えるためには、マルハナバチに特殊化する利点を考える必要がある。

マルハナバチは、一般に種としては多種の花を訪花するが、ある時点に注目すると、個体としては、もっぱら1種の花を訪花する傾向がある(Heinrich, 1979)。特定の種の花を訪花する傾向(訪花一貫性)は、植物にとっても、送粉者としても好ましい。また、マルハナバチは、その飛行能力の高さや、採餌範囲の広さからも、一般に送粉者として優れており、応用上も送粉者として注目されている(Holm, 1966)。とりわけ、暗い林床において、低密度で生育する植物にとって、高い飛翔能力と訪花一貫性を備えたマルハナバチは優れた送粉者であるが、マルハナバチから見れば、遠い距離を飛んで同じ種類の花を探すのに引き合うだけの報酬をその花からえられなければならない(Yumoto, 1989)。

これに対して、双翅目や鞘翅目の多くは特定の種の花への訪花の一貫性が低く、花間の移動の頻度や飛行速度も低い。したがって、送粉者としての効率は低いと考えられる。鱗翅目や半翅目は、芦生では、全体的に訪花頻度も低く、あまり適当な送粉者ではなさそうである。マルハナバチ以外のハナバチ類にも、高い訪花一貫性や優れた飛行能力をもち、送粉者として優れているものもいると考えられる。しかし、ミツバチ類やコハナバチ類などを送粉者としている植物は、先に述べたように、時刻によっては多種の訪花を受けるために時刻を区別していない今回の解析では分離した植物ギルドとしては見えてこない。

マルハナバチのような優れた送粉者に特殊化することは、植物にとっては、少ない花粉でも、確実に同種に送粉できるという利点がある。また、

遠くの同種個体に花粉を送れるという利点もある。訪花一貫性の低い種に花粉がついた場合は、うまく送粉できる場合もあるが、多種の花に送られて花粉が無駄になる危険性がある。進化的に見て、優れた送粉者に特殊化の方が有利か、より劣った効率の送粉者も利用した方が有利かは、送粉者間の送粉効率の差や、送粉者が花を探索する能力の高さ、効率のよい送粉者の密度、開花期間における環境の年次安定性などによって異なることが予想される（巖佐, 1992）。

マルハナバチは女王バチが単独で越冬し、春に越冬からさめた女王バチが自ら採餌して、働きバチをうみ、その後は働きバチの働きによってコロニーが大きくなる（Heinrich, 1979）。このため、夏から秋にかけてはマルハナバチの密度が高くなるが、春先にはマルハナバチの密度は低く、活動しているのは女王バチだけである。したがって、春先に開花する場合マルハナバチに特殊化するのは、不利と考えられる。また、ある程度、長い開花期間をもつ方が、開花期間における環境の平均的な年次安定性が高くなるため、特定の送粉者に特殊化することが有利になると考えられる。このため、春先に短期間開花する植物には、送粉者を特定しないものが多く、夏から秋にかけて比較的長期間開花するものにマルハナバチに特殊化したものが多いと考えられる。

マルハナバチに特殊化する場合にも、1種のマルハナバチに特殊化する場合と、複数種のマルハナバチに特殊化する場合が、考えられる。これも、上記の場合と同様の理由から、初夏に比較的短期間開花する場合には、複数種を送粉者とする方が有利で、晩夏から秋にかけて長期間開花する場合は1種に特殊化する方が有利である。ミヤママルハナバチ媒介植物ギルドにクラスター分けされた植物の中には、現実には複数種のマルハナバチを送粉者としている植物（3-4、トチノキなど）と、基本的にはミヤママルハナバチに特殊化しているが、トラマルハナバチも訪れる花（リンドウなど）がある。前者は初夏に、後者は夏から秋にかけて咲く。トラマルハナバチ媒介植物ギルドの植物は、原則として夏から秋にかけて比較的長

い花期をもっているが、種間で開花期間を違えている傾向がある。

（３）原生植生と人的攪乱植生における群集構造

京大構内の訪花昆虫群集は、芦生の場合のように、明瞭にクラスター分けできなかった。ギルド構造を前提とした２－４（１）で述べた①～③の仮定が成り立っていないためと考えられることは、すでに述べたが、現実にはどのような状況にあるのであろうか。

京大構内に咲く花のかなりの部分は人為的に栽培されているものである。人工植生においては、仮定①のような送粉者をめぐる競争とは無関係に植物の種が、人為的栽培によって増える。このため、もともとの自然植生に仮定①に示したような植物ギルドの構造があったとしても、送粉者競争とは無関係な多種の栽培植物の存在が、その構造を破壊するか、もしくは、検出できないようにしてしまうものと考えられる。

京大構内ではミヤママルハナバチをのぞく４種のマルハナバチが芦生と同様に採れているが、芦生でマルハナバチ媒介植物ギルドに入ったような種は生育していない。こうした種の生育に物理的な環境が不適當である可能性もあるが、人的攪乱をうける地域ではマルハナバチに特殊化することが不利なのかもしれない。

また、栽培植物の花における訪花昆虫群集からは、本来の送粉者が欠落している可能性が高い。たとえ、仮定②のような花蜜分泌がなされたとしても、本来の送粉者が欠落していれば、昆虫間の競争排除が起こるほどには花蜜が消費されず、花蜜が余る可能性が高い（本論文３－５、ヒラドツツジ参照）。その場合、仮定③は成立せず、たとえば、本来マルハナバチが競争的に排除されるはずの昆虫ギルドにも、多数のマルハナバチが訪花する。この現象は、クラスター分けをますます困難にしてしまう。

以上のような結果、京大構内のデータではクラスター分けがうまくいかなかったと考えられる。このことは、地域群集全体を捕らえるような調査を京大構内のような人的攪乱のある地域でおこなうことが不適切であるこ

とを示唆している。しかし、個々の植物上で訪花昆虫と植物の相互作用関係を調べることには、それなりの意義があると思われる。また、すでに述べたようにこの章での解析では特定時刻にのみ送粉者が多くなるような植物ギルドを分離することは、不可能であり、芦生の場合と同様に、京大構内にもそのような植物ギルドが存在する可能性がある。

第3章 植物の送粉者利用と花蜜分泌様式

3-1. はじめに

植物が提供する報酬のなかで、花蜜は、通常、エネルギー源となる。子供を産み育てるためには、エネルギー源のほかに蛋白源としての花粉などが必要になるが、とりあえずエネルギー源が不足してしまうと訪花活動そのものができなくなってしまう場合が多い。たとえば、前章で原生林内の群集構造を決める重要なグループとなったマルハナバチは、幼虫の育児のために花粉を必要とするが、エネルギー源である花蜜がなくなると数時間以内に成虫自身が死亡してしまう (Heinrich, 1979)。それゆえ、マルハナバチが花を利用するパターンを決定する上では、花蜜の利用に関わるエネルギー収支が第一義的に重要となる。その条件が満足されてはじめて、花粉など、そのほかの報酬をいかに利用するかが問題となる。したがって、花の上の資源をめぐる競争を考える場合、まず、花蜜に注目することが有益であると考えられる。

また、花蜜は定量的な測定が容易な餌資源である (Corbet, 1978a)。花蜜は化学分析用の小型キャピラリーを用いることにより、容易に採取、定量できる。さらに、花蜜中の糖度も糖度計で簡単に計ることができる。屈折率を利用した糖度計による花蜜や蜂蜜の糖度推定は、Park (1933) によつてはじめてなされた。花蜜の中には蔗糖にも、いくらかの単糖類が含まれる場合があるが (Percival, 1961)、通常は花蜜を純粋な蔗糖溶液と仮定して糖重量を計算する (角谷, 1991d, 1993)。

群集生態学において、資源をめぐる競争を考える場合には資源のエネルギー的価値を正確に評価する必要がある。しかし、一般の食植性昆虫の場合には昆虫に利用可能な餌資源のエネルギー価値を正しく評価するのは困難である。その点、訪花昆虫の中の吸蜜性昆虫ギルドに注目すれば、餌資源のエネルギー価値を上記のように糖重量として評価できる。また、訪花昆虫群集内の競争関係は花数ではなく、花蜜の測定をしなければ、正当

に評価できないことが知られている (Zimmerman & Pleasant, 1982)。

植物の花蜜分泌にかかるコストを調べた研究は少ないが、人為的な反復採蜜によって花蜜分泌量を増やした場合には種子生産数が有意に低下することが知られている (Pyke, 1991)。すなわち、花蜜分泌を増加させた場合、送粉効率の向上などの適応的利益を伴わなければ、適応度を低下させてしまうと考えられる。近年、花蜜が寄生蜂などを誘引することで食害率を低下させて植物の適応度を上げる場合もあることが報告されているが (César et al., 1989)、原則として花蜜は送粉者を誘引するもので、花蜜分泌量を増やすことにともない、種子生産数の低下と送粉効率の上昇が生じると考えられる。以下、本論文においては、花蜜分泌にはコストがかかり、そのコストに見合う送粉効率の向上がある場合に生産量が増える方向に選択がかかると仮定する。

花蜜分泌にコストがかかるからには、送粉に寄与しない昆虫に花蜜が利用されては困る。2章で考察したように、送粉者を特定した方が進化的に有利な場合と、不利な場合がある。いずれの場合にも少ない花蜜で、高い送粉効率を上げるような花蜜分泌様式があれば、それが適応的である。送粉者を特定した場合には、送粉者により効率よく花蜜が利用されるように花蜜を生産し、盗蜜者に花蜜を利用し難くした方が適応的である。従って、2-4で仮定した仮定②「それぞれの植物ギルドの花が提供する資源の存在様式は、訪花昆虫間の資源をめぐる競争において、その送粉者にとりわけ有利な様式である」は、送粉者を特定している植物ではとりわけ現実的な仮定であるといえよう。送粉生態学の上も、群集生態学上もこの仮定が現実を満たされていることを確認することが重要であり、本章の主要な目的のひとつである。

本章では、2章で芦生の原生林においてその重要性が示唆されたマルハナバチが送粉に寄与する程度のことなる4種の植物を選び、その花蜜分泌様式を詳細に調べ、2章の考察で仮定した資源提供様式 (仮定②) や資源をめぐる競争 (仮定③) について考察することにする。なお、2章では、

すでに考察したように時間によって送粉者を特定する植物はその方法上の限界から分離できなかったが、この種の植物ではマルハナバチが盗蜜者の立場となり、マルハナバチ媒介植物との比較のうえでも興味深いので、まず、マルハナバチが送粉しない、時間的に送粉者を特定する植物、ヤブガラシを最初に取り上げた（3-2）。本種は、芦生には自生しないので京大構内で調査したが、同様な生態的地位をしめる植物が芦生で「マルハナバチ媒介植物ギルド以外にクラスター分けされた植物」の中にもあると思われる。これに続き、芦生の訪花昆虫群集を特徴づけたともいえるマルハナバチ媒介植物ギルドの中のトラマルハナバチ媒介植物ギルドからツリフネソウを取りあげた（3-3）。さらに、ミヤママルハナバチ媒介植物ギルドの中から、トチノキを取り上げた（3-4）。トチノキは、1種のマルハナバチに送粉されるツリフネソウの場合とは異なり、複数種のマルハナバチに送粉される。また、2章のような調査ではトチノキのような高木類は、ツリフネソウのような草本に比べ、採集効率が悪くなって、十分な調査ができないので、ここでの個別の調査に特に力を入れた。2章と関連からすると、最後に、芦生で多くの種に送粉される不特定媒介植物ギルドから適当な種を取り上げたいところだが、十分なデータがえられなかったので、変わりに、多くの種に送粉される例として、ヒラドツツジの調査結果を示す（3-5）。

3-2. マルハナバチが送粉しないヤブガラシ

（1）はじめに

ヤブガラシ（*Cayratia japonica*）は藪や畑地にごく普通にはえるブドウ科（Vitaceae）の多年性つる性雑草である。本種は種子による有性生殖のみならず、地下茎による無性生殖によっても増殖する。その分布は暖帯から熱帯にまたがる広いもので、北は北海道の西南部から、南は、インド、マレーシアにまでいたる（北村ら, 1961）。

ヤブガラシの花はきわめて開放的な皿状花であり、蜜腺は花床上に不規則に分布している。蜜腺が完全に露出しているので花蜜の分泌状況は直接目で観察できる（図3-1）。このため、花蜜に関する調査を行うのが容易である。



図3-1. 花蜜を分泌しているヤブガラシの花。この花は開花後1時間ぐらいでおしべ、花弁ともに4つずつあるが開花後の経過時間によって図3-3に示したように変化する。

このような形態の花は"polyphilic entomophilos"な花、すなわち、多くの種類の昆虫、特に、双翅目によって送粉されると、従来は、考えられてきた（Procter, 1978）。しかし、近年の調査により、ヤブガラシの主たる送粉者はニホンミツバチで、ヤブガラシをよく訪花する双翅目昆虫や2章で送粉者としての重要性を指摘したマルハナバチ類はヤブガラシにとっては送粉に寄与しない盗蜜者であることが明らかになってきた（Kakutani *et al.*, 1989; 角谷, 1991a, 1992）。

マルハナバチ類が全く、送粉に寄与していない例として、上記の角谷の研究を含め、ヤブガラシの送粉者利用と花蜜分泌様式について、ここで

述べることにする。

(2) 方法

・調査地および調査区

ヤブガラシ (*Cayratia japonica*) の調査は、京都大学北部構内の演習林本部試験地 (約1.3ha) と昆虫学研究室の圃場 (約200m²) に設けた3つの調査区画において、1985年と1986年におこなった。圃場の西側の第1調査区、圃場の北側の第2調査区は、共に長さ約15m、高さ約1mのフェンスに数株のヤブガラシがからみついていた。演習林の西側の第3調査区は、長さ約100m、高さ約2mのフェンスに数株のヤブガラシがからみついていた。これは、2-3で訪花昆虫群集の調査をした地域とほぼ同じである。

第1、第3調査区の一部の花序は、昆虫が訪花しない場合の結実率や花蜜量を知るために針金で支えたテトロン製の網で覆った (網かけ区)。網につけた番号とヤブガラシの花序の規則的な形態から網かけ区のすべての花を区別した。これとは別に自由な訪花を許した花序の根元にビニールテープでマークをつけた (訪花区)。網かけ区と同様に訪花区でもすべての花を区別した。結実率の調査と花蜜量の調査は異なる花序でおこなった。

第2調査区では結実率のみの調査をおこなって、網かけやテープによるマーク、採蜜や昆虫採集などの調査が結実に影響しないかどうかを確認した。

・花の生活史

全体的な開花の季節変化をあきらかにするため、1985年には毎週2回、1986年には毎週1、2回調査地内を歩き、つぼみ、花、および、実の相対量を定性的に0～4の5段階 (0：まったくない、1：ごくわずかに見られる、2：わずかに見られる、3：多い、4：きわめて多い) に分けて記録した。花序ごとのつぼみ数、花数、結実数を網かけ区12花序、訪花区18花序で調査し (1985年第1調査区：網かけ区7花序、訪花区7花序、1985

年第3調査区：網かけ区2花序、訪花区5花序、1986年：網かけ区3花序、訪花区6花序）、訪花の有無が結実率におよぼす影響を調べた。また、1985年と1986年に第1～3調査区のすべてで結実数を調べた。

個々の花の開花後の形態的变化を調べるため、1985年に第1、第2調査区において、2時間おきの写真撮影をおこなった。この調査で368花の開花の時刻を推定することができた。このデータにもとづいて開花の日周性も解析した。

・花蜜量

花蜜量の測定に用いた花序は、網かけ区14花序、訪花区22花序であった（1985年第1調査区：網かけ区6花序、訪花区7花序、1985年第3調査区：網かけ区1花序、訪花区1花序、1986年第1調査区：網かけ区7花序、訪花区14花序）。

開花後の経過時間は花蜜の分泌パターンを決める重要な要素と考えられるので（Beutler, 1953）、花蜜量測定にさいしては開花後の花の形態的变化によって開花後の経過時間を推定した。

花蜜の定量には、小型の定量用キャピラリーチューブ（Microcap, 米国Drummond社製）で花から花蜜を完全に吸い取って測定した。また、ヤブガラスの蜜腺が完全に露出しているのを利用し、花蜜量を目測する方法も併用した。前者は正確であるが、花蜜除去の効果が花蜜の生産に影響を与える可能性がある。なお、予備調査（1985年6、7月）の結果、目測による定量は、キャピラリーによる測定結果と、最大でも1割程度しか違わなかった。

ヤブガラスの花蜜に含まれる糖の主体は蔗糖である（清水ら, 1975a, b）。また、この種の"Unprotected nectar"では花蜜に含まれる糖の多型はまれなものであるといわれている（Percival, 1961）。したがって、本種の花蜜は、問題なく純粋な蔗糖溶液と仮定することができる。

花から採集した花蜜の総量が1 μ lを越える場合には屈折率を利用した

糖度計（アタゴ500）を用いてその糖度を決めた（以下、これを「直接測定」糖度という）。この場合、糖重量は直接測定糖度と花蜜量から、花蜜を純粋な蔗糖溶液と仮定して計算した（角谷, 1991d）。 $1\ \mu\text{l}$ 以下の場合には、ひとつの花に $2\ \mu\text{l}$ の水を加え、10分後キャピラリーで採蜜し、その糖度を糖度計で決めた（以下、これを「希釈測定」糖度という）。この場合、ひとつの花から採集できる花蜜は蒸散により $0.5\ \mu\text{l}$ 程度になっているため、2、3個の同じような状態の花からえた花蜜を合わせて測定した。この場合の糖重量は希釈測定糖度と糖度測定時の薄められた花蜜量（通常約 $0.5\ \mu\text{l}$ ）から決めた。したがって、この方法では10分間に溶出した糖重量を測定している。花床上の花蜜が完全に結晶化していてキャピラリーでは採蜜できない場合にも、希釈測定によって糖重量をもとめた。この場合には、平均蜜量と希釈測定糖度から求めた糖度が計算上100%を超えることがあるが、この場合は糖度100%として扱った。

花蜜量の日周変化を、1985年の8月23日から24日、1986年の7月27日から28日、8月8日から9日、8月23日から24日の合計4回、第1調査区において調査した。それぞれの調査で15時に測定を始め、次の日の13時まで、2－4時間間隔で花蜜の測定をおこなった。調査花数は合計359個（網かけ区172個、訪花区187個）であった。開放的な花の花蜜は、周囲の気温や湿度などと高い相関があることが知られているので（Corbet, 1978b; Corbet *et al.*, 1979）、花蜜量測定に際して気温と湿度をヤブガラシの株の根元で測定した。

以上の測定とは別に、季節的な花蜜量の変化を知るため、1985年の6月から10月の間、晴天の日を適当に選び、第1、第3調査区で花蜜量を測定した。

・訪花昆虫

ヤブガラシを訪花する昆虫を1985年と1986年の6月から8月にかけて、第1、第3調査区で採集した。採集は花蜜の測定をおこなっていない晴天

の日を選んだ。採集にさいしては分類群を考えずにできるだけ多くの個体を採集するようにし、採集時刻と採集にかけた時間の長さを記録した。正時を中心に前後30分をその時刻のデータとみなして、各時刻ごとに10分あたりの採集個体数を種ごとに計算した。たとえば、6:30-7:30のデータを7時のデータとみなしてあつかった。実際の採集にかけた時間の合計は、花蜜量がピークになる15時には100分であり、その他の時刻には30分であった。1986年に採集した昆虫の一部は採集直後にルーペを用いて体に花粉がついていないかどうかを調べた。さらに、1990年と1991年の8月に晴天の日を適当に選び、主要な訪花昆虫3種、ニホンミツバチ、キイロスズメバチ、トビイロケアリを各種20個体ずつ採集して、同様に花粉の付着の有無を調べた。

(3) 結果

・花の生活史

ヤブガラシの花は1985年には6月15日から10月10日まで、1986年には6月30日から10月10日まで開花した(図3-2)。調査地全体では5ヶ月にもわたる長い花期をもっていたが、同時に咲いている花は少なかった。花序ごとにみると平均117個(S.E.=9, n=30)のつぼみをつけ(表3-1)、毎日2-5花ずつぐらいが開花してほぼすべてが開花するのに1-2ヶ月かかった。

網かけ区ではまったく結実しなかった。訪花区の結実率は0.01-5%とかなりのばらつきがあった。たとえば、1986年の第3調査区では、花序あたり平均5.56個(S.E.=0.65, n=60)結実し、1986年の第1調査区では、平均0.01個(S.E.=0.01, n=98)しか結実しなかった。結実率以外の調査をしなかった第2調査区においても、1985年花序あたり平均0.05個(S.E.=0.05, n=82)、1986年には調べた41花序ですべて結実数0と、結実率は低かった(表3-1)。

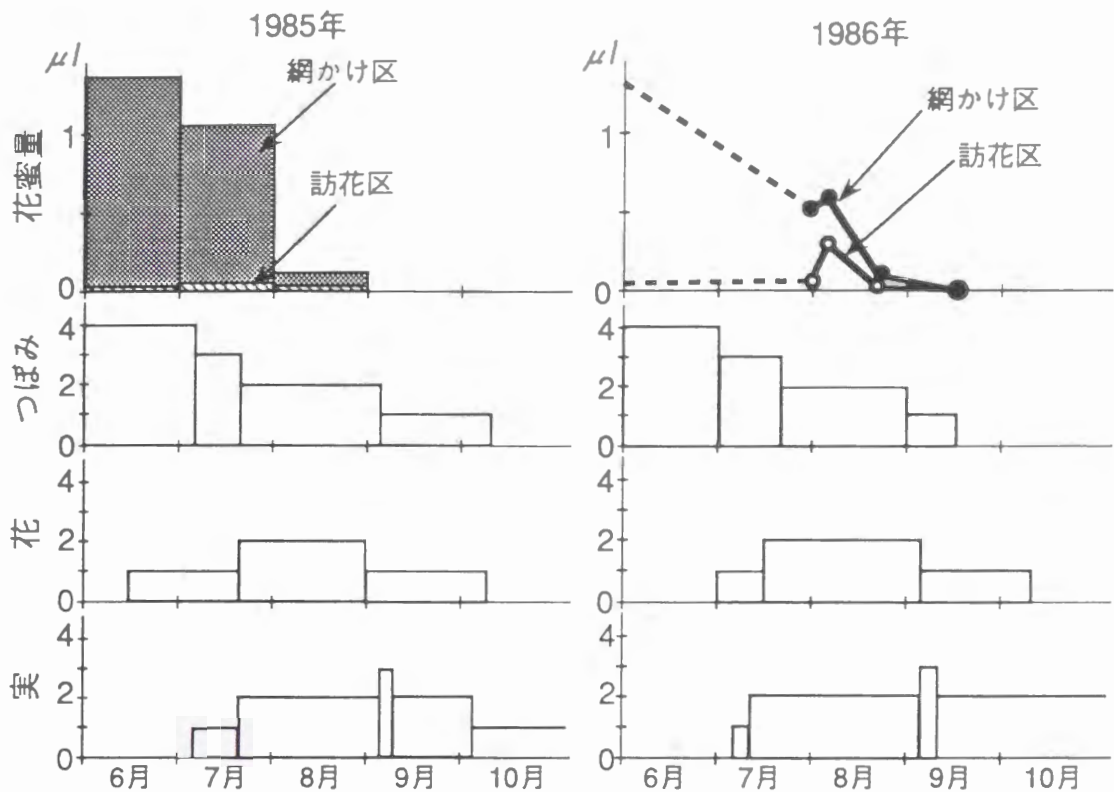


図3-2. ヤブガラシの諸形質の季節変化。つぼみ、花、実の相対的な量を0~4の5段階に分けて1985年と1986年の京大周辺における全般的な季節変化を示す。1985年には6月中旬から10月初旬までだらだらと花が咲きつづけた。1986年は咲きはじめがやや遅れ6月末からであったが、だいたいの傾向は同じであった。花蜜量は1985年については各月別にデータを整理して開花後1日以内の花の14時から19時までの平均をとった。1986年については3回の連続観察における開花後1日以内の花の15時の平均花蜜量と9月中旬に測定した開花後1日以内の花の14時の平均花蜜量を示した。いずれにせよ、後期の花ほど花蜜が少なく、9月以降に咲く花は花蜜分泌しなかった。

表3-1. ヤブガラシの花序あたりつぼみ数と結実数(平均±S.E.(n))。

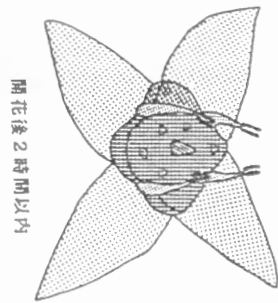
第1調査区：昆虫研圃場北側。蜜量測定や訪花虫採取を主におこなった。

第2調査区：昆虫研圃場西側。実の数を数える以外の調査はおこなっていない。

第3調査区：演習林本部試験地。若干の採蜜や訪花性昆虫採取をした。

表中[]内に示したのは調査区内のすべての花序の調査結果。その他は標識花序の調査結果。

年	調査区	アミカケ区		訪花区	
		つぼみ	結実	つぼみ	結実
1985	1	122±27(7) →	0±0(6)	155±10(7) →	0±0(7) [0.05±0.03(76)]
	2	no data		[0.05±0.02(82)]	
	3	86±6(2) →	0±0(2)	114±16(5) →	0.4±0.2(5) [0.68±0.13(107)]
1986	1	85±19(3) →	0±0(3)	94±2(6) →	0±0(6) [0.01±0.01(98)]
	2	no data		[0.00±0.00(41)]	
	3	no data		[5.56±0.65(60)]	



開花後2時間以内



開花後4時間



開花後6時間

蜜



開花後8時間



開花後12時間以上



図3-3. ヤナガラシの花の開花後の経過時間にもなう形態変化。

開花後花の形態は規則的に変化した。開花後2時間以内は、4枚の緑色の花弁（長さ2～3mm）と花粉を生産中の4本のおしべ（長さ2～3mm）が赤い花床（直径2～3mm）についていた。この時、めしべは黄色で約1mmと短かった。花弁とおしべは開花後2時間から、4時間後にかけて落下した。その後、花床は徐々にピンクまたはオレンジ色に変化した。めしべは開花後6～8時間で約2mmに伸張し、開花後12時間ぐらいで白色になった。以後、3～5日の開花期間中、形態的变化はみられなかった（図3-3）。

開花開始の日周性を図3-4に示した。真夜中（3時）から開花しはじめるものもすこしあるが、朝（7-11時）に開花するもののほうが多く、その後日没（19時）まではほぼ同じぐらいずつ開花した。やや少なくはなるものの日没後開花する花も存在した。この結果、ひとつの花序には開花後の経過時間の異なる10～30個の花が同時に存在していた。すでにのべたように、おしべが花粉を生産するのが約2時間で、ひとつの花の全開花期間が3～5日であるから、あるひとつの時点でみると花粉を生産している花は開花している花の約2～3%ときわめて低かった。

・花蜜量

開花直後の花は花蜜を分泌していないが、開花後2時間以内にすべての花は分泌可能となった。開花後約2時間以上1日以内の花はすべて花蜜の分泌が可能であった。開花後1日以上2日以内の花の50.6%が分泌可能であり、3日以上の花は花蜜を分泌しなかった。現実には花蜜分泌可能な花が連続的に花蜜を分泌しているわけではなく、以下に示す花蜜分泌の日周性によってある時刻に分泌するかどうか決定されていた。

1985年8月23日～24日に測定した個々の花の花蜜量変化の代表例を図3-5に示した。いずれの花の花蜜量も15時ないしは17時に1回と11時に1回の合計2回のピークを示した。夜間（21時～翌朝7時）と13時ごろには花蜜はほとんどなかった。ピーク時の2時間前に完全に採蜜しても、

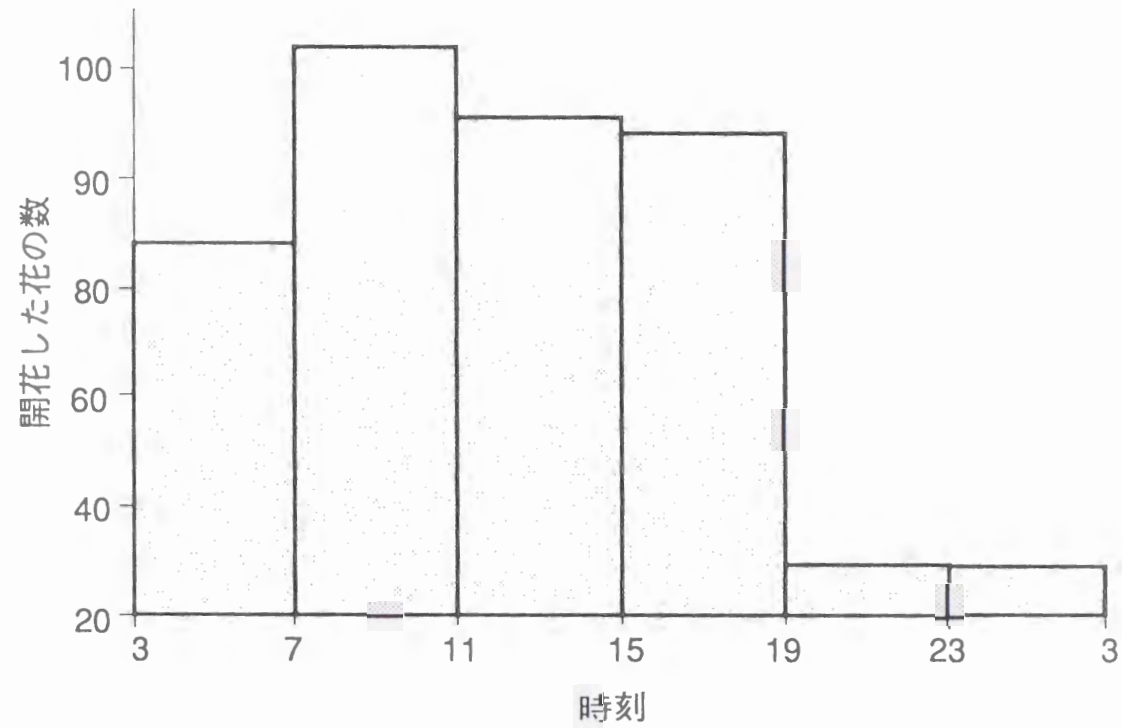


図 3 - 4 . 時間帯別にみたヤブガラシの開花数。一日を6時間帯にわけて、総調査花数368個の時間帯ごとの開花数を示した。

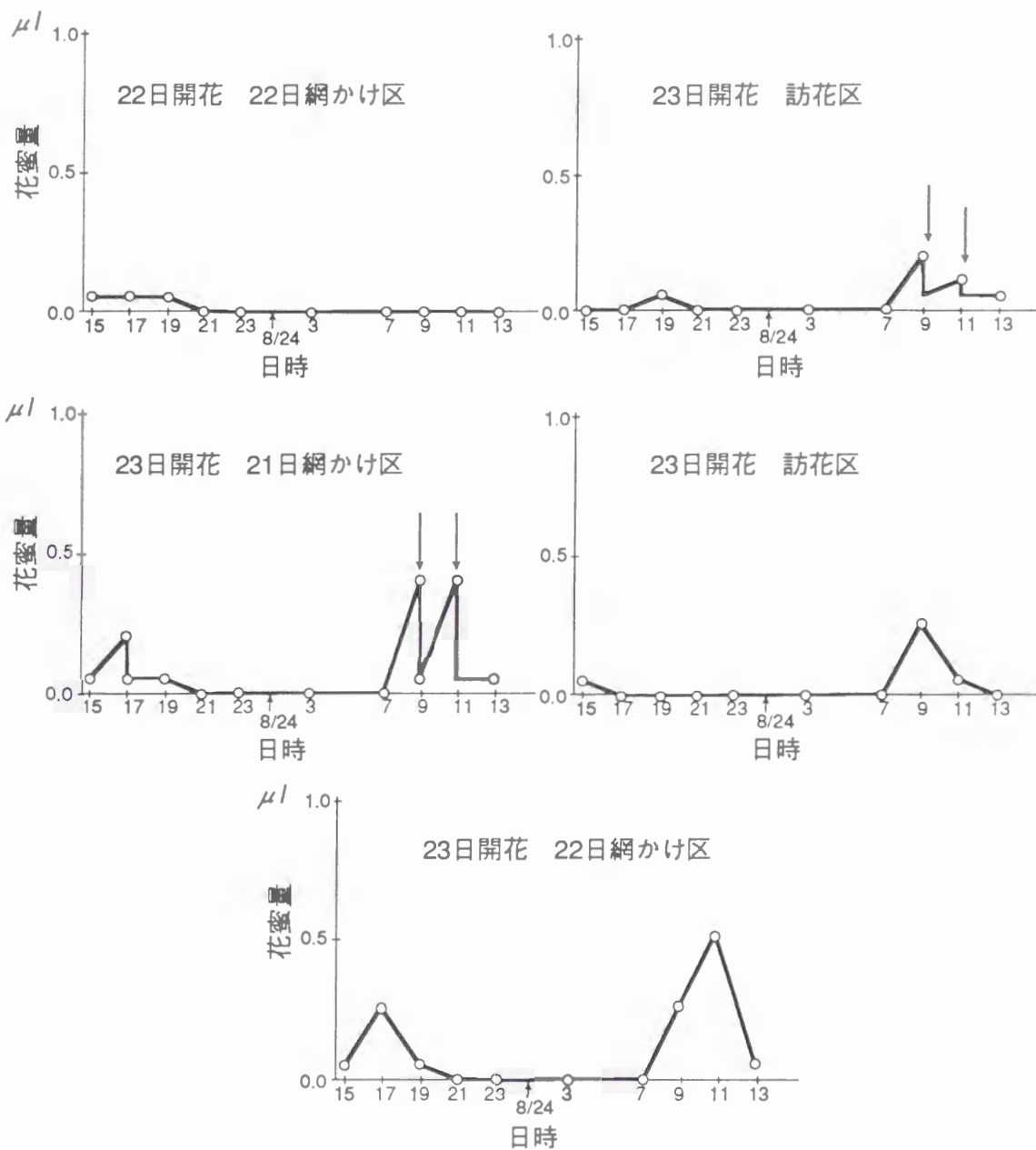


図3-5. 1985年8月23日から24日までに調査した花蜜量の変化の代表例。図中、↓で示した所はキャピラリーで採蜜した時点で、その他は目測で花蜜量を推測した。

ピーク時の花蜜量は採蜜しなかったものと同じであった。逆に、夜間や13時ごろにはキャピラリーで採集しなかった網かけ区の花でも花蜜量が減少した。つまり、花蜜量ピーク時の2時間前には採蜜に対する補償的な花蜜分泌率の増大がみられた。それ以外の時間帯では花蜜を分泌しないばかりか、再吸収がおこっていた。このため、2時間に1回程度の採蜜では各時刻に存在する花蜜量には採蜜しなかったものと比較して有意な差がみられなかった(表3-2)。4回の花蜜量測定の結果を測定時刻別に平均すると、ピーク時の花蜜量には差があったもののほぼ同じパターンの日周変化を示した。

花蜜量の日周変化をより明瞭にとらえるために、100%花蜜分泌可能なステージである、開花後2~24時間の花についての全データを平均した(図3-6)。その結果、11時と15時に明瞭な花蜜量ピークが存在することが確認できた。以後それぞれのピークを「午前のピーク」、「午後のピーク」と呼ぶ。両ピーク時に、訪花区の花蜜量($0.1\mu l$)と網かけ区の花蜜量($0.25\mu l$)の差は最大となった。網かけ区でも訪花区でも13時には、 $0.01\mu l$ 以下の花蜜となった。13時の花蜜の減少は網かけ区でも、訪花区でも有意であった(表3-3)。なお、網かけ区の花蜜量と訪花区の花蜜量の間には11時-19時の間、常に有意な差があった($P\geq 0.95$)。

糖度は、網かけ区において7時と19-21時の間に約30%に低下し、13時および23時-5時には100%であった。その他の時刻、すなわち9時-11時と15時-17時には約60%であった。このため、網かけ区の糖重量の変動は花蜜量の変動とほぼ同じパターンを示すものの、11時から17時までの変動は統計的には有意とは言えなかった(図3-7)。訪花区のピーク時の糖重量は午前のピーク時で0.03mg、午後のピークで0.08mgであった。それ以外の時刻では少なすぎて測定できなかった。

表3-2. ヤブガラシの花蜜量の主変動要因を決める分散分析。1986年8月23日～24日の網かけ区で開花後1日以内の花について、

採蜜パターン (A1:2時間前に採蜜、A2:以前には採蜜せず)

時刻 (B1:23日19時、B2:24日11時、B3:24日13時)

網かけした日 (C1:21日、C2:22日)

として、それぞれを満たすデータを平均すると(1)原表になる。(1)の各欄中の数値の単位は μ 1で、()内の数値はその値を得るのに用いた素データ数。この3要因に基づいて分散分析をすると(2)分散分析表のようになる。交互作用が5%水準で有意にならなかったのを、交互作用を誤差項にプールすると(3)のようになる。結論として要因B、すなわち、時刻のみが有意となる。

(1) 原表

A 1	C 1	C 2
B 1	0.05(2)	0.05(1)
B 2	0.30(3)	0.27(3)
B 3	0.04(4)	0.05(3)

A 2	C 1	C 2
B 1	0.05(9)	0.05(7)
B 2	0.25(5)	0.60(4)
B 3	0.05(4)	0.05(3)

(2) 分散分析表

要因	S	ϕ	V	F
A	0.007	1	0.007	0.57
B	0.250	2	0.125	10.12
C	0.009	1	0.009	0.73
A × B	0.013	2	0.006	0.51
A × C	0.011	1	0.011	0.92
B × C	0.017	2	0.008	0.67
誤差	0.025	2	0.012	

(3) 交互作用を誤差項にプールした分散分析表

要因	ϕ	V	F
A	1	0.007	0.75
B	2	0.125	13.41*
C	1	0.009	0.97
誤差	7	0.009	

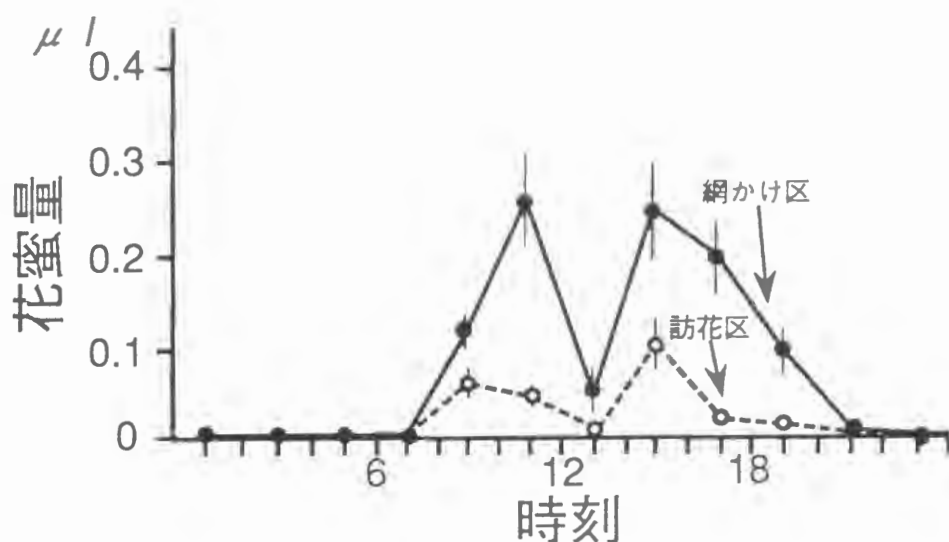


図3-6. ヤブガラシの花蜜量の日周変化パターンのまとめ。開花後2～24時間の花の花蜜量を時刻別に平均した。11時と15時に明瞭なピークを持つ日周性があることがわかる。図中、実線は網かけ区の花蜜量を、破線は訪花区の花蜜量を示す。また、縦線は標準誤差を示すが、標準誤差が0.005以下の時は省略した。

表3-3. 各時刻間の蜜の体積の差に関するt検定。自由度はWelch-Aspin法による。

時刻	t	自由度	有意差
網かけ区			
1時-3時	1.00	36	N.S.
5時-7時	1.50	66	N.S.
7時-9時	5.50	65	*
9時-11時	2.90	72	*
11時-13時	4.50	75	*
13時-15時	3.84	66	*
15時-17時	0.79	108	N.S.
17時-19時	2.41	96	*
19時-21時	3.66	67	*
21時-23時	2.42	71	*
訪花区			
7時-9時	3.63	41	*
9時-11時	0.90	77	N.S.
11時-13時	2.62	44	*
13時-15時	3.33	41	*
15時-17時	0.80	108	N.S.
17時-19時	1.07	79	N.S.
19時-21時	1.32	69	N.S.
21時-23時	1.00	28	N.S.

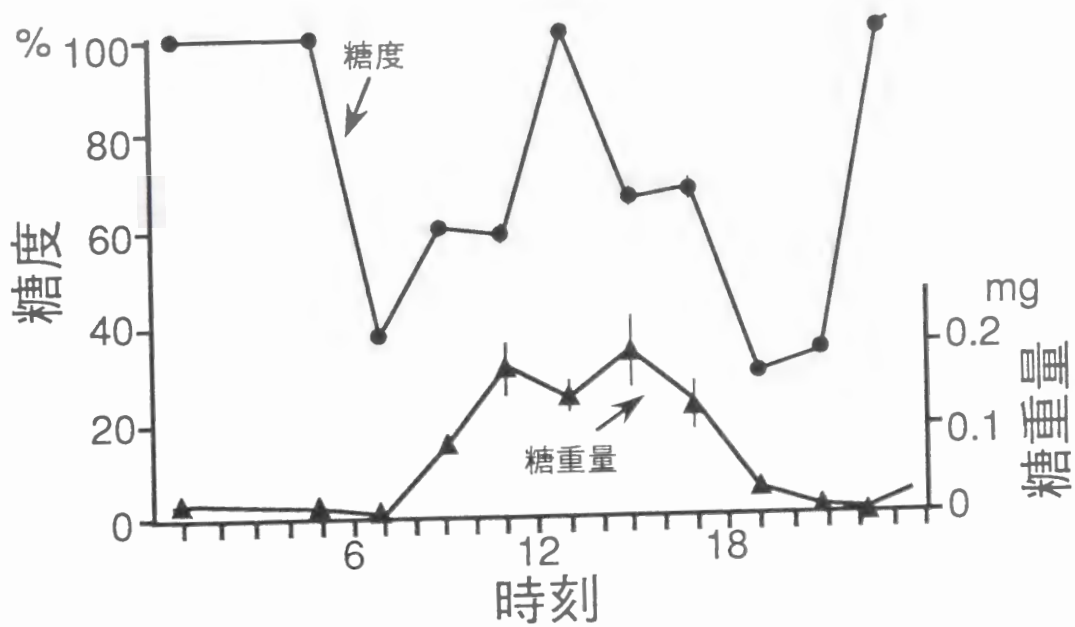


図3-7. 網かけ区の糖重量と糖度の日周変化。縦線は標準誤差を示す。詳細本文。

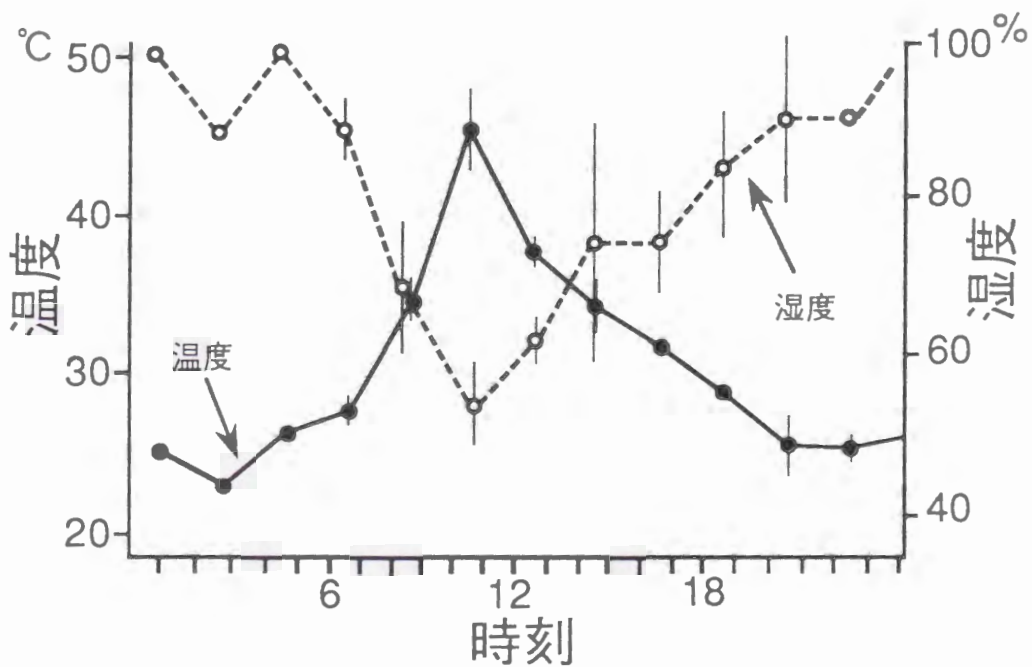


図3-8. 1985年と1986年に4回の花蜜量測定をおこなった日の平均温湿度の日周変化。縦線は標準誤差を示す。

4回の花蜜量測定をした時の温湿度の平均を図3-8に示した。ヤブガラシの生えている場所は裸地に近い状況であることや、調査地の周りの建物の影の影響などが加わるため、最高気温(45℃)となる時刻は11時であった。その時、湿度も最低(55%)であった。夜間の温度は約25℃で湿度は90~100%であった。

なお、午後のピーク時の花蜜量は季節が進むにつれて減少した(図3-2)。網かけ区では、6月の1.4 μ lから8月の0.1 μ lを経て、9月には0 μ lになった。すなわち、9~10月の花は花蜜は全く分泌していなかった。訪花区のピーク時の花蜜量は6~8月には0.05 μ lで9月以後はゼロとなった。

・訪花昆虫

1985年と1986年の2年間にヤブガラシ上で採集した訪花性昆虫の総個体数は121個体で、108個体は種まで同定できた(表3-4)。同定できたのは鱗翅目2種、鞘翅目2種、膜翅目19種(アリ3種、スズメバチ12種、ハナバチ4種)であり、3つの科にまたがると思われる双翅目は未同定である。このうち、ヤブガラシの花粉の体表付着が確認できたのはニホンミツバチ(*Apis cerana*)のみであった。目別の個体数を見ると、膜翅目が104個体と全体の85%以上を占めた。膜翅目の中でも、特に、トビイロケアリ(*Lasius niger* 30個体)、キイロスズメバチ(*Vespa xanthoptera* 18個体)、ニホンミツバチ(15個体)が、多かった。セイヨウミツバチ(*Apis mellifera*)やクロマルハナバチ(*Bombus ignitus*)は今回の調査では採集できなかった。

1990年と1991年の花粉付着の調査でも、花粉の付着が確認されたのは、ニホンミツバチ20個体中17個体のみで、他の2種(キイロスズメバチとトビイロケアリ)には、花粉の付着はまったく見られなかった。

表 3-4. ヤブガラシ上で1985年と1986年に採集された訪花性昆虫。[]内は採集個体数。()内は花粉の付着を確認した個体数。多くの種類が採集されたが花粉の付着が確認されたのはニホンミツバチだけであった。

1. 鱗翅目	Lepidoptera	[6]
アゲハ	<i>Papilio xuthus</i>	[2]
アオスジアゲハ	<i>Graphium sarpedon</i>	[4 (0/1)]
2. 鞘翅目	Coleoptera	[4]
マメコガネ	<i>Popillia japonica</i>	[2]
未同定甲虫		[2]
3. 鞘翅目	Hymenoptera	[104]
ルリアリ	<i>Iridomyrmex glaber</i>	[2]
クロヤマアリ	<i>Formica japonica</i>	[6 (0/3)]
トビイロケアリ	<i>Lasius niger</i>	[30 (0/5)]
キオビツチバチ	<i>Scolia oculata</i>	[4]
クララギングチバチ	<i>Ectemnius rubicola</i>	[2 (0/2)]
マルモンツチスガリ	<i>Ceris japonica</i>	[4 (0/2)]
キイロスズメバチ	<i>Vespa similima xanthoptera</i>	[18 (0/3)]
コガタスズメバチ	<i>Vespa analis</i>	[1]
キボシアシナガバチ	<i>Polistes mandarinus</i>	[10 (0/1)]
セグロアシナガバチ	<i>Polistes jadwigae</i>	[4]
キアシナガバチ	<i>Polistes jokohamae</i>	[1]
コアシナガバチ	<i>Polistes snelleni</i>	[1]
フタモンアシナガバチ	<i>Polistes chinensis</i>	[1]
ハナダカバチ sp.	<i>Bembix</i> sp.	[1]
コマユバチ sp.	<i>Braconidae</i> sp.	[1]
未同定寄生蜂		[1]
シロスジコハナバチ	<i>Lasioglossum (Lasioglossum) occidens</i>	[3 (0/2)]
フタモンカタコハナバチ	<i>Lasioglossum (Lasioglossum) scitulum</i>	[1]
ニホンチビハナバチ	<i>Lasioglossum (Evyllaes) japonicum</i>	[1 (0/1)]
ニホンミツバチ	<i>Apis cerana japonica</i>	[15 (2/3)]
4. 双翅目	Diptera	[7]
ハナアブ sp.	<i>Syrphidae</i> sp.	[1]
ヤドリバエ sp.	<i>Tachinidae</i> sp.	[2]
ニクバエ sp.	<i>Sarcophagidae</i> sp.	[5 (0/3)]

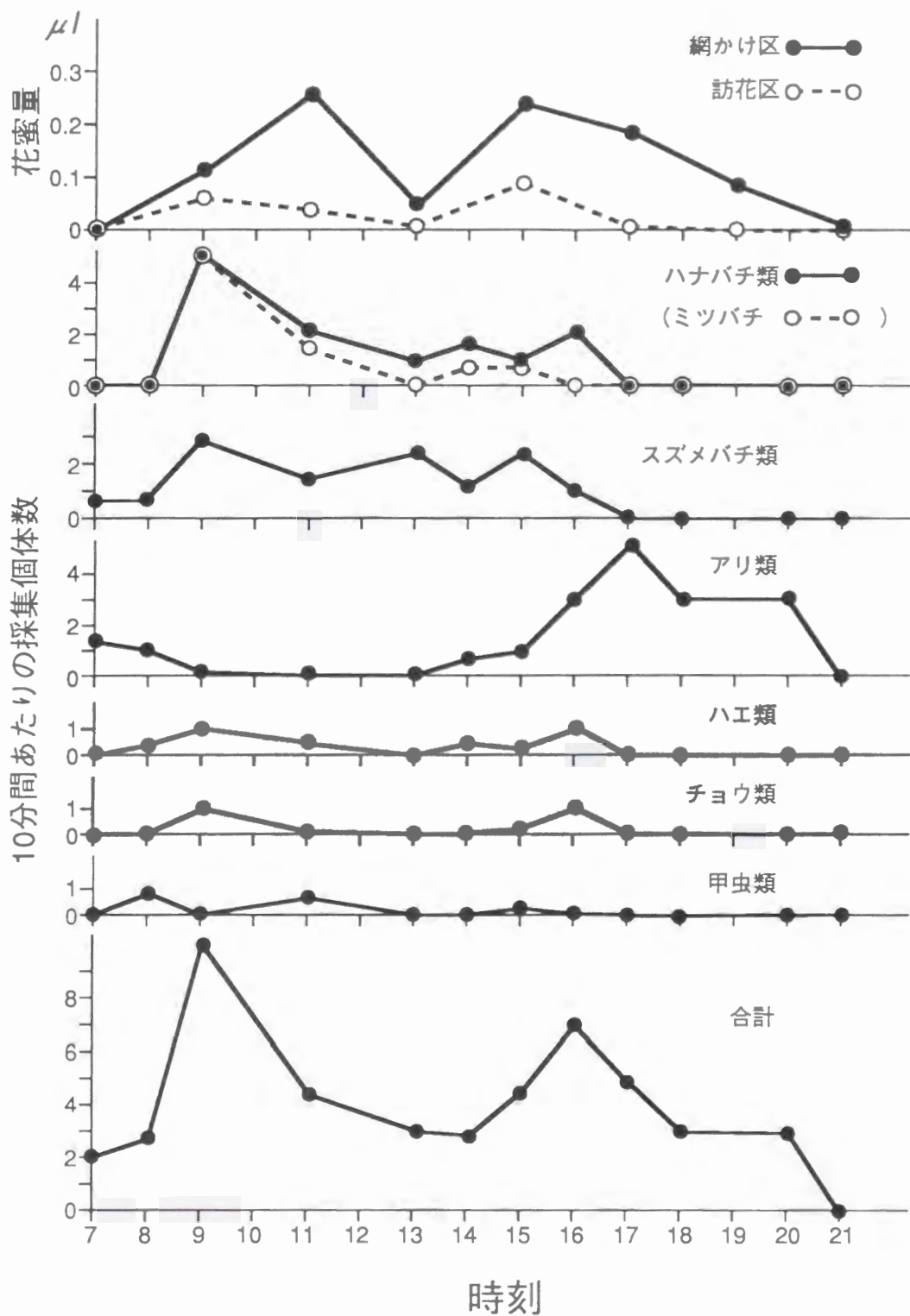


図3-9. ヤブガラシの花蜜量パターン(図3-6参照)と、訪花昆虫の採集個体数の日周変化。ハナバチ類、中でもとくにミツバチが花蜜量増加時に集中的に訪花した。アリは早朝と夕方に訪花し、他の昆虫は日中特定のピークを持たずに訪花した。

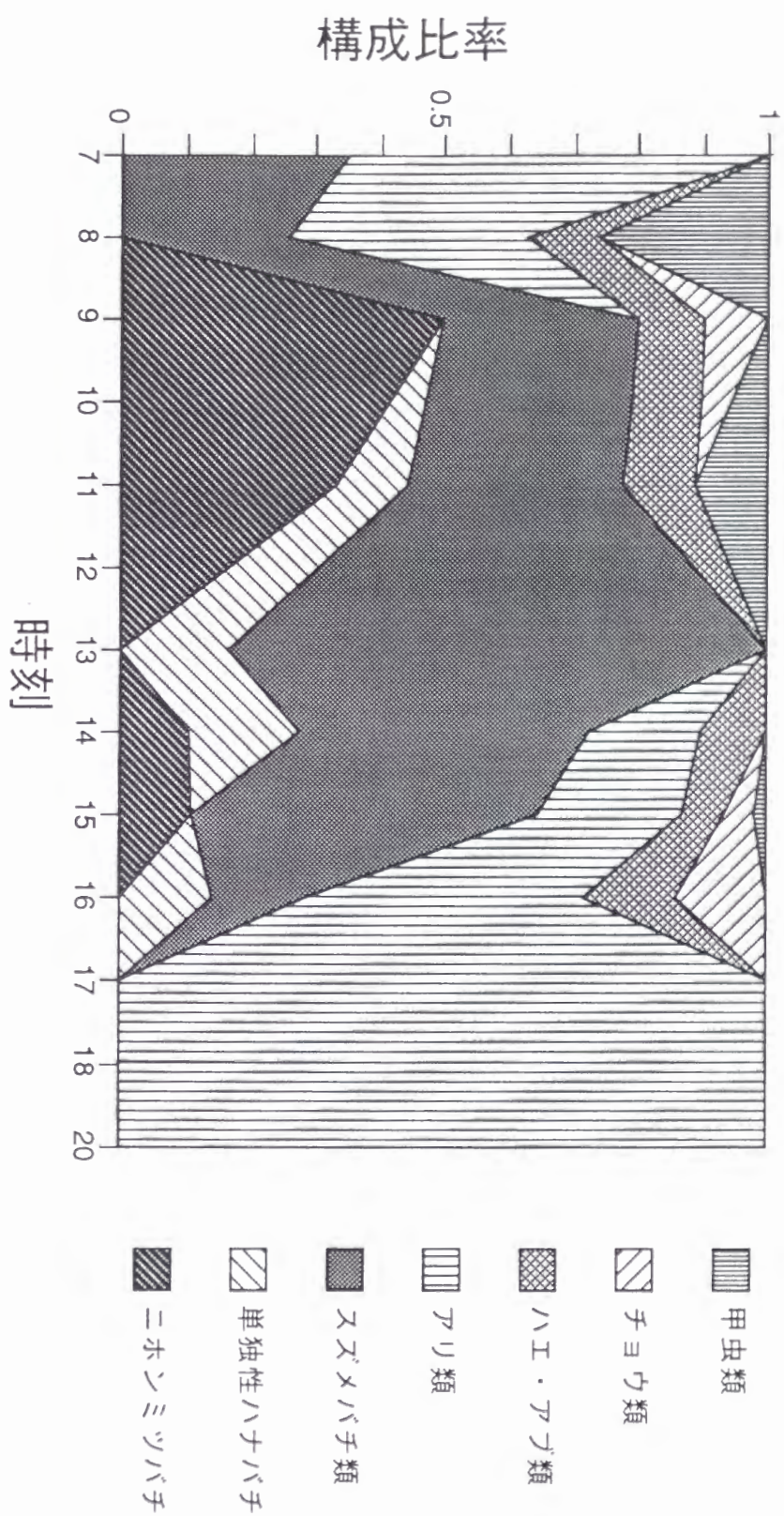


図 3-10. ヤナガラシへ訪花する昆虫類の割合の日周変化。花蜜分泌が活発な時間帯にはミツバチの比率が高く、早朝と夕方にはアリ類の比率が高かった。

ヤブガラシ上で採集した昆虫の分類群ごとの訪花の日周パターンは図 3-9 のようになった。また、時刻別に訪花性昆虫群集の構成比を計算すると図 3-10 のようになった。ハナバチ類、特にニホンミツバチは、午前の花蜜量のピークの直前の 9 時頃にきわめて多く訪花し、花蜜の少なくなる 13 時ごろいったん減少し、午後の花蜜量ピーク時直前に再び多く訪花した。スズメバチ類は日中ほぼ同じぐらいずつ訪花したので、13 時ごろの花蜜の少なくなる時刻における比率が高まった。アリ類は早朝と夕方に多く採れた。鱗翅目、鞘翅目、双翅目は、いずれも少なく、10 分あたりの平均採集個体数はいずれの時刻にも 1 以下であった。

(4) 考察

・花蜜の分泌様式と開花戦略

花蜜に含まれる糖の重量は、花による分泌と再吸収、訪花昆虫による消費によって変化する。一方、花蜜量（花蜜の体積）の変化は以上の要因以外に空気中の水分とのバランス、すなわち、蒸散や凝集によっても変化する（Corbet, 1978a）。蒸散や凝集によってのみ花蜜量が増加した場合には糖重量は変化しない。糖重量の変化が起こった場合には、花による花蜜分泌または再吸収、ないしは昆虫による消費がおこっている。消費がおこらない網かけ区を設定することによって蒸散と再吸収、凝集と分泌の区別が可能になる。

ヤブガラシの花が示した明瞭な花蜜量の日周性がどのような分泌ならびに再吸収によって実現されているのかを考えるために、まず、網かけ区の開花後 2~24 時間の花、すなわち、100%蜜分泌可能なステージの花について考察する（図 3-6、3-7）。7 時には糖重量、花蜜量ともにきわめて低く、7~11 時の間に糖重量、花蜜量ともに有意に増加した。したがって、7~11 時の間は花蜜分泌されていると考えられる。11~17 時の時

間帯では糖重量に有意な変化はなく、花蜜量のみが13時ごろに有意に低下した。これは、13時の花蜜量減少が主に水分の蒸散によっていることを意味する。17時～21時の時間帯には糖重量、花蜜量ともに有意に低下した。この時間帯には花蜜が再吸収されたと考えられる。

以上のように13時ごろの花蜜量の減少は主に水分の蒸散によっていると考えられるが、それだけでは説明できない部分も残る。調査地における最低湿度は11時に記録されており、花蜜量が最小になった13時には湿度はすでに上がりはじめている（図3-8）。単純に空気中の水分とのバランスだけを考えるならば11時の方が13時よりも花蜜量が低下するはずである。9時から11時の間、湿度の急激な低下にもかかわらず、糖度が約60%に保たれており、11時以後、湿度が上昇しているにもかかわらず、13時には糖度が著しく上昇した（図3-7）。このことから、ヤブガラシの花は11時ごろまでは薄い花蜜の分泌によって蒸散による高濃度化をおさえているにもかかわらず、11時よりも高湿度の13時には、蒸散によって蜜の水分が失われていると考えられる。すなわち、13時ごろの花蜜量の低下は、気候条件による受動的なものではなく、植物体の能動的なものである可能性が高い。

十分広い芝地の上に設置された百葉箱内で測定されたいわゆる気温は14時～15時に最高となり、ほぼこの時間帯に最低湿度となるが、ヤブガラシの根元で測定した気温や湿度の変化は、これとはかなり異なる日周性を示した。これは、ヤブガラシの生えている場所が裸地に近く、放射冷却がおこり易いこと、測定した第一調査地の周りの建物の関係で午前中の方が日があたりやすいことによっていると考えられる。

13時から15時にかけての花蜜量の増加は水分の凝集だけによっているとは考えにくい。13時の湿度に比べ15時の湿度の平均値は高かったものの、その差は標準誤差の範囲内であった（図3-8）。したがってこの間にも、薄い花蜜の分泌があったと考えるのが妥当である。しかも、この間の糖度は再び午前のピーク直前と同じく約60%となった（図3-7）。

昼間の花蜜量の減少は、*Echium vulgare*などでも知られているが(Corbet, 1978b)、これは主に蒸散の効果によるものであって、その糖度は相対湿度と高い相関を示した(Corbet, 1979)。これまでよく知られている昼間の花蜜量減少は周囲の微気象によって引き起こされたものであって、植物体自体の調節によるものではないといえる。これに反して、今回ヤブガラシで得られた13時ごろの花蜜量減少は植物体の能動的な調節による。

17時以後に蜜が再吸収されていることは花蜜量が減少するのみならず、糖重量も減少したのであきらかである(図3-7)。夜間に糖度が100%になるのは、再吸収できなかったごく少量の花蜜が蒸散により結晶化したためであろう。

開花後24時間以内はすべての花が花蜜分泌可能であった。それ以後約半分の花が花蜜を分泌した。3日目以降は花蜜を分泌する花はなかった。このように、開花後の経過時間は花蜜分泌の可能性のみを決めており、実際に花蜜を分泌するかどうかは上記の日周パターンにしたがっている。たとえば3時に開花した花は4時間は花蜜を分泌せずに、7時になってから花蜜の分泌を開始するのに対し、8時に開花した花はすぐに花蜜の分泌を開始する(図3-11)。

興味深いことにヤブガラシの花蜜量は2時間ごとの採蜜をおこなってもそうでない場合とほとんど同じであった。ピーク前に採蜜すると花蜜の分泌速度が高まり、ピーク後は採蜜しなくても再吸収によって減少しているものと考えられる。つまり、7時から11時まで採蜜しなかった場合も、一度9時に花蜜(平均 $0.11 \mu l$)を採集した場合も、午前のピーク時の花蜜量は平均 $0.25 \mu l$ となった。花蜜を採集しなかった場合は約 $0.06 \mu l/h$ の速度で分泌し、花蜜を採集した場合にはその約2倍の $0.12 \mu l/h$ の速度で分泌したと推定される(図3-11)。こうした補償作用のため、この間の花蜜の消費量は網かけ区と訪花区の差よりも大きいと考えられる。

午前のピーク後約2時間は花蜜分泌が止まり、蒸散によって花蜜量が減少する。午後のピーク後は植物自身の再吸収によって花蜜量は減少する。

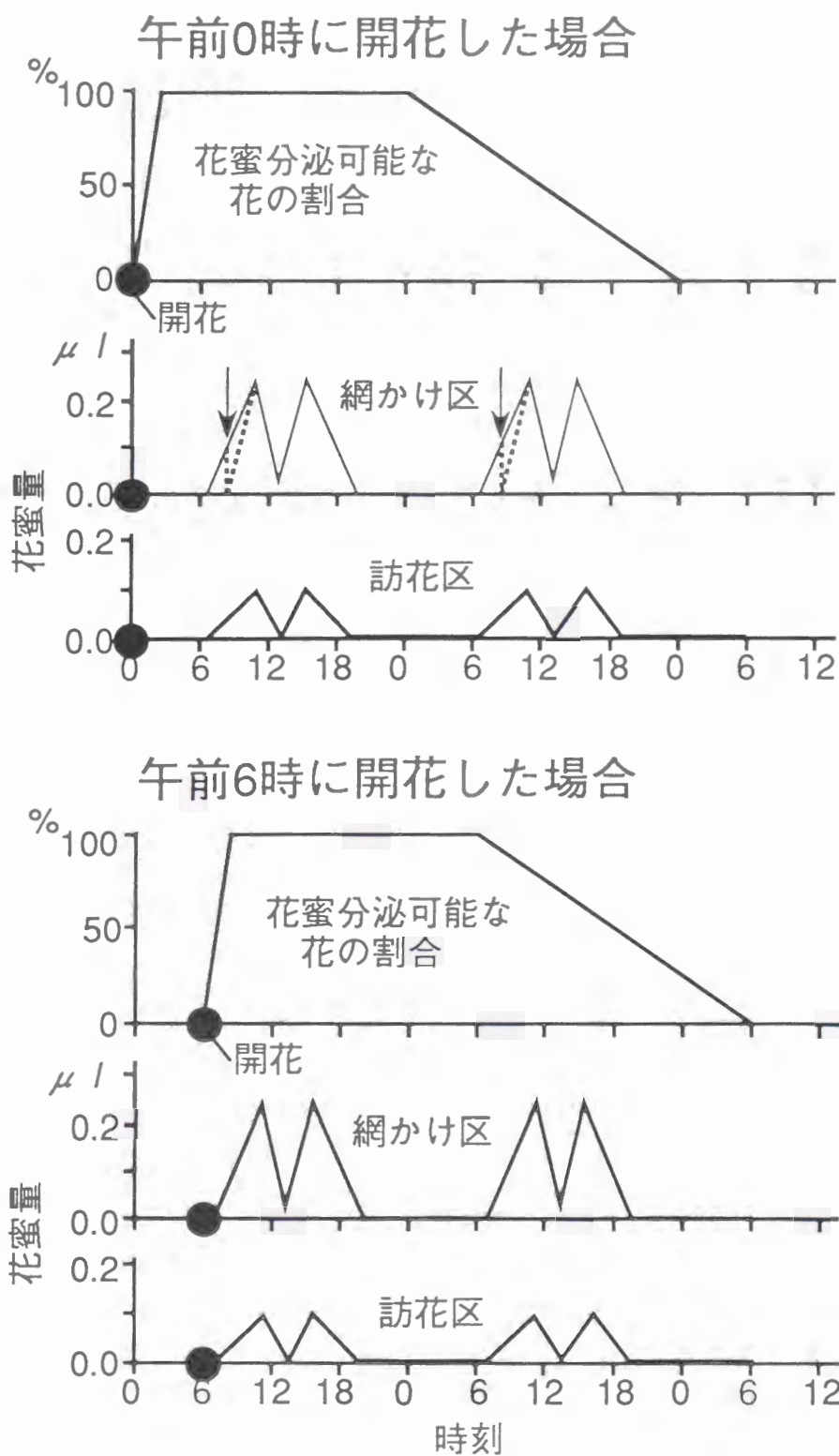


図3-11. ヤブガラシの花の開花時刻別の花蜜量の日周変化を示すモデル。詳細本文。

したがって、午前と午後のピーク後に消費されている花蜜量はほぼ網かけ区と訪花区の花蜜量の差に等しいと考えられる。たとえば、午前のピーク後の11時から13時の花蜜の2時間の花蜜の消費量は13時の網かけ区と訪花区の差約 $0.04 \mu l$ と考えられるので、この間の1花あたり被消費速度は平均 $0.02 \mu l/h$ と推定される。

形態的に盗蜜者に花蜜を利用されないようにしている花では時刻とほとんど関係なしに花蜜を分泌している場合が多い（ツリフネソウ, 本論文 3-3; *Phaseolus coccineus*, Willmer, 1980; *Justicia aurea*, Corbet & Willmer, 1981; *Impatiens biflora*, Terence & Plowright, 1985 など）。ヤブガラシは形態的に花蜜を盗蜜者から守ることがまったくできないかわりに、特定の時刻に花蜜を集中的に分泌するという特殊な花蜜分泌パターンで送粉者の花蜜利用効率を高めているものと考えられる。

夜になると花蜜を再吸収するという現象は椀状花をつける *Sinapis alba* でも知られているが（Corbet, 1978b）、その場合は50%ぐらいしか吸収しない。ヤブガラシの花蜜は形態的に盗蜜にさらされやすいのでこのような完全な再吸収によって夜の盗蜜者からも花蜜を守っているものと思われる。

網かけ区においてヤブガラシの結実は見られず、自家受粉能力がきわめて低いことが確認された。ただし、訪花区における結実率も低いので自家受粉能力を完全に否定するのは危険である。結実数のカウントのみをおこなった第2調査区でも、少数の実しかなかったため、花蜜の定量や訪花虫の採集による影響で結実率が下がったわけではない。

ヤブガラシの花が花粉を生産するのは開花後2時間と全開花期間中（3～5日）の2～3%であった。開花は昼夜を問わずおこるので（図3-4）、ある時点において咲いている花粉生産中の花も2～3%である。しかも、開花後2時間以内の花のすべてが花蜜を生産可能なわけではない。花粉を生産中の花のうち花蜜分泌可能な花がどれくらいあるかは不明だが、花蜜分泌可能な花の割合が、開花後2時間の間、開花後の時間に比例して

変化すると仮定すると（図3-11）、花粉生産中の花の50%は花蜜を出していないことになる。

めしべが花粉を受け入れる期間を残りの全期間であると考えらると、雌ステージの花の比率が極端に高い。Ågrenら（1986）が*Rubus chamaemorus*（雌雄異株の雑草）でおこなった調査によると、性比が1対1の場所では結実率は送粉効率によらないが、雌の植物が多い場所では送粉効率によって結実率が大きく異なる。雌ステージの比率が極端に高いヤブガラシでも同様に送粉効率が結実率の制限要因となっている可能性が高い。

なお、中野(1972)によるヤブガラシの糖重量調査の結果に比べると、今回の糖重量はいずれの時刻にも少なく、網かけ区のピーク時の1花平均（0.2mg）で、中野の求めた1花平均の1/3であった。このことから花蜜の絶対量は調査地や調査方法でかなり異なるものと考えられる。しかし、中野も15時に最大花蜜量を観察していることから、花蜜量の日周パターンはかなり不変的なものであると思われる。

送粉効率が制限要因となりがちな性比で、5ヶ月におよぶ長い花期をもち、多種の昆虫を送粉者として利用しようとする、他種の植物との送粉者をめぐる競争が大きな問題となるであろう。花蜜の日周パターンはこの問題を避けるために役だっていると考えられる。つまり、ヤブガラシの花は形態的には多種の昆虫を利用しているようであるが、実は花蜜の日周パターンに同調できる限られた種の送粉者を利用することで、他の種の植物との送粉者競争を避けているものと考えられる。このことは、訪花昆虫の時刻による構成を考えることによって、より、明瞭になる。

・訪花昆虫群集の構成

ヤブガラシ上で採集された訪花昆虫の85%以上は膜翅目で、花蜜をえやすい花にしては双翅目が少なかった。あるグループの昆虫に着目して見た場合の主要花蜜源植物の上で、そのグループの昆虫が優先的である必然性

はない。ヤブガラシのような形状の花は、双翅目にとって重要な花蜜源であるかも知れないが、花の側からみると双翅目による消費はあまり大きなものではないと考えられる。鱗翅目、鞘翅目の採集個体数もきわめて少なく、この花蜜の利用者としては重要な意味はない。花蜜消費における重要性和送粉における重要性の相関についての定量的な研究はない。しかし、常識的には送粉者として重要なものが多く花蜜を採っていると考えられる。この仮定のもとでは、双翅目、鱗翅目、鞘翅目の昆虫はヤブガラシの送粉者としてあまり重要でないと考えられる。今回の調査で花粉を運びうることを直接確認できたのはニホンミツバチ (*Apis cerana*) だけであった。ニホンミツバチよりも多く採集できたトビイロケアリ (*Lasius niger*) やキイロスズメバチ (*Vespa xanthoptera*) などが完全な盗蜜者であるとする、盗蜜者の方が多いことになってしまう。しかしながら、花蜜分泌の日周性と訪花の日周性を考えあわせてみると、アリ類やスズメバチ類はあまり効率よく花蜜を利用していないことが分かる。

アリ類の訪花は早朝7時(採集個体の60%)と17時以後(100%)に多い。ヤブガラシの花蜜分泌が開始されるのが7時であるから、7時に訪花しても花蜜量は少ないし、17時以後は花蜜は再吸収されている。したがって、アリ類の利用様式はもっとも効率の悪いものといえる。スズメバチ類は日中だらだらと同じペースで訪花しつづける。このため、13時の花蜜が少なくなるときの構成比が85%と高まった。これらに対して、ニホンミツバチは午前のピークの直前に集中的に訪花し、13時の花蜜量の極小時には訪花せず、午後のピーク前にふたたび訪花した。つまり、多くの花蜜が獲られる効率のよい時間帯にだけ訪花を集中している(図3-10)。アリ類やスズメバチ類の中には採集個体数でみるとニホンミツバチをうわまわる種もあったが、これはニホンミツバチが利用効率の低い時間帯には採集されなかったためであると考えられる。

口吻の長い昆虫と花蜜源の深い花との共進化的な形態の特殊化はよく知られているが(Kugler, 1955; Kevan & Baker, 1983; Feinsinger, 1983等)、

ニホンミツバチのような口吻の短い昆虫を主要な送粉者として利用する花については、これまで「特殊化」ということはあまり考えられてこなかった。しかし、ヤブガラシで見いだされた花蜜分泌の日周パターンと訪花の日周パターンの関係は、形態的には特殊化していない口吻の短い昆虫と花蜜が露出している花との間の相互適応のひとつの様式を示していると考えられる。また、ヤブガラシの糖度が大きな湿度の変化にもかかわらず60%に調節されていたのも、ニホンミツバチを主要な送粉者と考えれば理解しやすい。同属のセイヨウミツバチ (*Apis mellifera*) の吸蜜効率が最大になるのは糖度が60%のときである (Roubik & Buchmann, 1984)。口器の形態からニホンミツバチにおいてもこの値はほぼ同じであると推定される。

ミツバチは蜜源の場所についてのコミュニケーションや花蜜が分泌される時刻の記憶能力がある。ある特定の時刻にだけ蜜を与えて、セイヨウミツバチを学習させると、蜜を与えなくてもしばらくその時刻の直前に訪問するようになる (Ribbands, 1953; Michener, 1974)。この能力がヤブガラシの花蜜を効率よく利用するさいに役立っていると考えられる。Visscher & Seeley (1982)は、ミツバチがコロニーの採餌努力を、多くの'scout bee'の情報を集約して、最高の質をもつパッチに集中することを示している。最高の質を持つパッチは季節が進むにつれて、当然変化するが、ミツバチはその高度な情報処理能力のため、常によい蜜源をつぎつぎと集中利用できる。こうした優れた採餌能力をあわせもつ昆虫はほとんどいないため、特定時刻の花蜜分泌に速やかに同調できる送粉者がその時刻に効率よく花蜜を利用できると考えられる。

今回の調査ではセイヨウミツバチやマルハナバチ類がまったく採集されなかった。セイヨウミツバチが訪花しない理由は不明である。セイヨウミツバチとニホンミツバチの花蜜源に対する嗜好性を限られた年度の同じ地点の調査から推論するのは危険である。浜川 (1968) の調査によれば、1966年にニホンミツバチが独占訪花していたツタ (*Parthenocissus tricuspidata*) の花に1967年にはセイヨウミツバチのみが訪花したという。

マルハナバチ類は、一般に、他種との競争を避けるために、高度な体温調節能力を利用して、気温の低い早朝や夕方に訪花する傾向があるが（Heinrich, 1972, 1979）、その時間帯にヤブガラシは蜜を分泌していない。さらに、マルハナバチ類は、その口吻の長さの0.8~0.9倍の深さに蜜のある花を好む傾向がある（Harder, 1982）。マルハナバチ類がヤブガラシに訪花しないのはその花蜜が完全に露出していることがかえって吸蜜を困難にしているためとも考えられる。ただし、クロマルハナバチ（*Bombus ignitus*）の主要訪花植物のひとつにヤブガラシもあげられている（片山、落合, 1980）。したがって、マルハナバチがまったくヤブガラシに訪花しないわけではない。

3-3. トラマルハナバチが1種で送粉するツリフネソウ

（1）はじめに

ツリフネソウ（*Impatiens textori*）は湿った谷川のほとりに多いツリフネソウ科（*Balsaminaceae*）の一年草で、温帯から暖帯までの日本全国でみられる（北村ら, 1961）。ツリフネソウの花は独特の形状のいわゆる「のど状花」で、その花蜜は先が渦巻き状になった長い距の先にある（図3-12）。距に穴をあけて盗蜜するものもいるが、原則として口の長いスズメガ科やトラマルハナバチ（*Bombus diversus*）がその花蜜を利用し、トラマルハナバチがもっとも有効な送粉者であるといわれてきた（田中, 1974）。

ツリフネソウの花は、トラマルハナバチというただ1種の送粉者が花の形態に適合している花である。トラマルハナバチの口器はその渦巻状になった距の先から花蜜をえるのに適し、かつ、トラマルハナバチが吸蜜する際にはちょうどその背中がおしべとめしべに触れるため、この花に訪花したトラマルハナバチの背中の中央はツリフネソウの花粉で白くなっている。2章での分析でも、ツリフネソウ科が科としてトラマルハナバチに特殊化しているのがよく分かる。

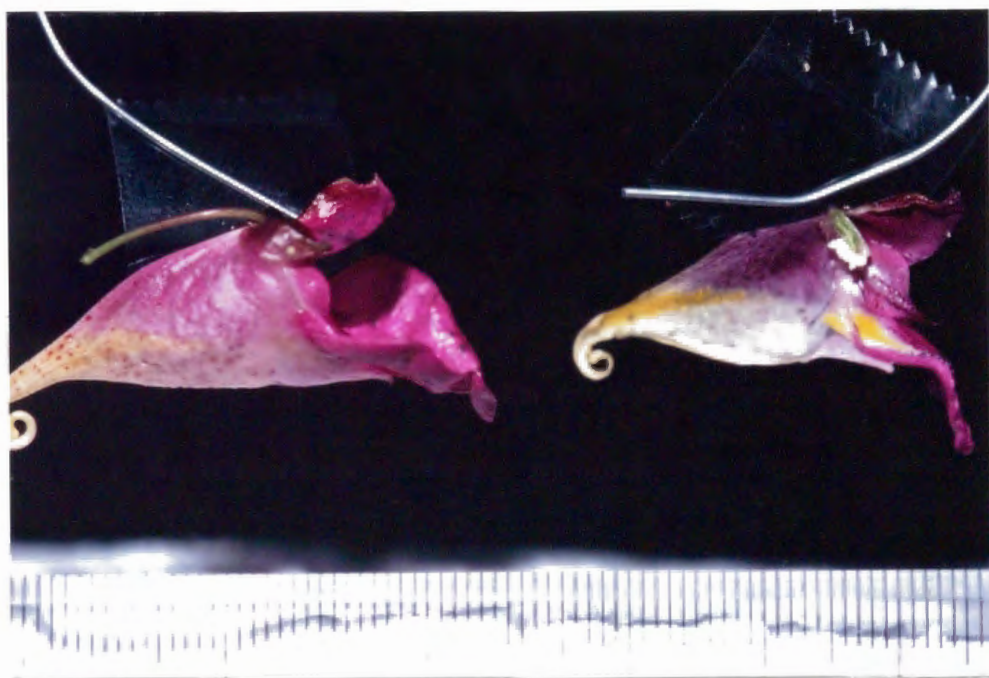


図 3-1 2. ツリフネソウの花に吸蜜に訪れたトラマルハナバチのワーカー(上)とツリフネソウの花の横断面(下)。トラマルハナバチの長い口吻は先が渦巻き状になった長い距の先から花蜜を吸うのに適している。トラマルハナバチの中胸背板はツリフネソウの花粉で白くなる。

ツリフネソウ属の花のうち、*Impatiens capensis* (= *I. biflora*)は、距の部分が太く花蜜を計り易いため、よく花蜜量の研究に用いられる(Marden, 1984; Terence & Plowright, 1985)。ツリフネソウは、*I. capensis*に比べて、距が細いうえに先が渦巻き状に巻いているため、で花蜜をとると、たいていの場合、距を傷つけてしまう。また、*I. capensis*のように距を光にかざしても中の花蜜の影を見ることはできない。

したがって花蜜の測定には花を壊さなければならず、前節のヤブガラシのようにひとつの花の花蜜量を繰り返し測定することはできない。このため決して花蜜量そのものの研究にが容易な材料ではないが、その花蜜を利用できる昆虫が、2章で群集構造を決める重要な昆虫となったマルハナバチ1種に限られている場合の花蜜分泌様式や、訪花様式は興味深いものである。

なお、3章で扱った植物のうち、ツリフネソウだけが1年生の草本である。他の節で扱っている植物はいずれも多年生のものであったため、種子生産と栄養成長のバランスで、必ずしも多くの種子を作ることが有利とはいえないのに対して、1年生のツリフネソウにとっては種子を作ることが必須である。したがって、その種子生産にはより強い選択圧がかかっていると考えられる。

(2) 方法

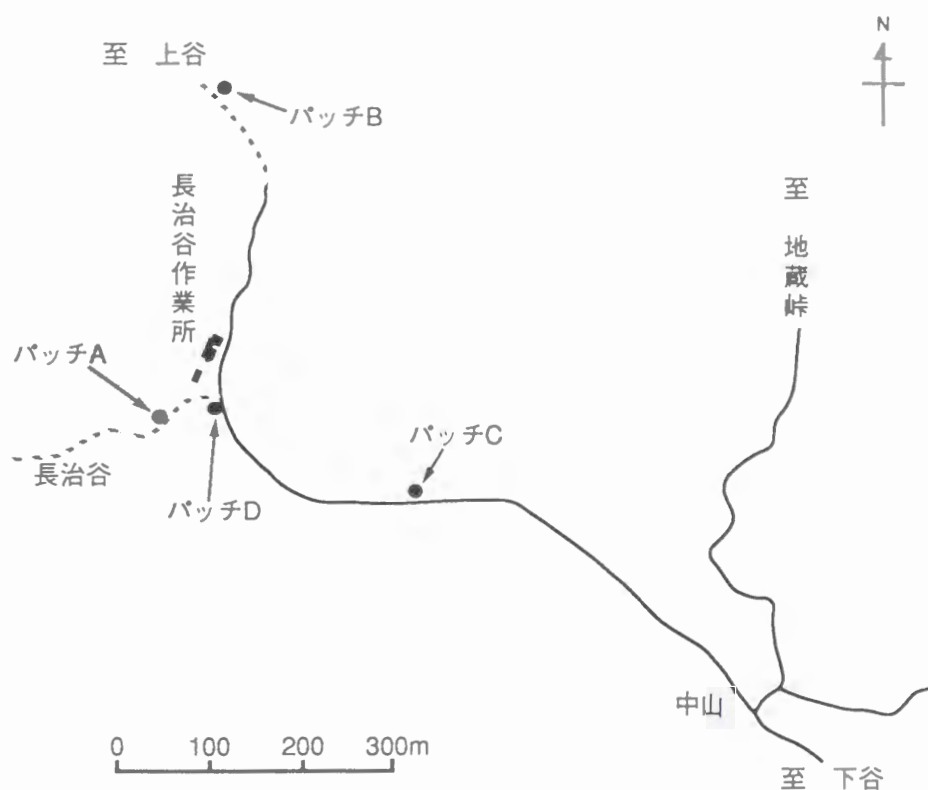


図3-13. 芦生長治谷におけるツリフネソウの調査地。調査パッチを●で、林道を実線で、歩道を破線で示した。芦生全域の地勢は図2-1参照。

・調査地

ツリフネソウ (*Impatiens textori*) に関する調査は訪花昆虫群集の調査をおこなった(2-2) 芦生演習林において1986年と1987年におこなった。調査対象としたパッチは長治谷作業所から200m以内の範囲にあった(図3-13)。1986年には2つのパッチ(AとB)で調査し、1987年には4つのパッチで(A, B, C, D)で調査した。1986年にはパッチBに、1987年にはパッチAとBに、前章までの場合と同様に網かけ区と訪花区を設定した。1986年のパッチAは結実率の調査にのみ用いた。1987年のパッチCは訪花性昆虫の採集に用い、1987年のパッチDでは花に標識をせずにパッチ内から無作為に花をとって花蜜量を測定した。

・花の生活史

ツリフネソウの花の調査は、1986年は9月17日から、1987年は9月1日から始めた。いずれの年にも、調査開始時に開花が始まっていたので、前章までのように全体的な季節変化を解析することはできなかった。図鑑によれば、本種の花期は7月～9月（北村ら、1961）、ないしは8月～10月（佐竹ら、1985）であるから、今回の調査はさかり～終りかけの花においておこなったことになる。

花序ごとの推定つぼみ数、開花数、結実数を1986年には訪花区6花序、網かけ区2花序（いずれもパッチAとB）で、1987年には訪花区5花序、網かけ区5花序（パッチA）で調べた。推定つぼみ数とは、調査開始時に、つぼみ、花、種子のいずれかであったものに、脱落跡の数を加えたものである。花の生活史の調査用の網かけ区の花序には、調査開始時にすべてつぼみであった花序を選んだ。個々の花の開花後の変化を1986年9月17日－9月25日までと1987年9月1日－9月15日までの間、晴天の日に昼間は2時間おきに、夜間は4－5時間おきに観察した。

・花蜜量

1986年に網かけ区4花序、訪花区20花序（いずれもパッチB）で、1987年に網かけ区2花序、訪花区11花序（パッチA）で花蜜量を測定した。いずれの花序も調査開始時に咲き始めていた。以上の測定とは別に、無マークの花序から無作為に花をとってその花蜜量を測定した。調べた無マーク花の数は、1986年にパッチBで38花、1987年にパッチAおよびDより110花、合計148花であった。個々のツリフネソウの花は約1日しか咲いていないので日齢について考える必要はない。開花後の経過時間を推定する適当な方法はなかったので、直接開花を確認できた花以外は開花後の経過時間は無視した。

花蜜の定量には、前節と同様、定量用キャピラリー（Microcap）を用いた。ただし、ツリフネソウは、距の先が渦巻き状になっているため、普通に

キャピラリーを挿入したのでは花蜜を完全には、取り出せない。カミソリで花を切断し、組織液が流れ出す前にすばやくキャピラリーで花蜜を吸うことで採蜜した。糖度は、各時刻ごとに1 μ lずつ集めて、糖度計（アタゴ 500）で測定した。ツリフネソウの花蜜には、蔗糖以外にブドウ糖や果糖が含まれており、しかも、ブドウ糖の比率は、かなり変化することが知られているが（清水ら、1975）、今回は蔗糖換算の糖量を計算した。

・訪花昆虫

ツリフネソウを訪花する昆虫を1986年9月17日－25日、1987年9月1日－15日の間、晴天の日を選び、様々な時刻に採集した。1回の採集は10分間とし、採集に際しては昆虫の分類群は考えずにできる限り多く採集するようにした。ヤブガラシの場合と同様に正時を中心に前後30分をその時刻のデータとみなして平均した（3－2）。総採集回数は42回で、そのうち3回は1986年のパッチBで、残りの39回は1987年のパッチA、C、Dでおこなった。いずれの採集個体も花粉の付着状態を肉眼で採集直後に調べた。ツリフネソウの花粉は白色でよく目だつため、肉眼でも花粉の付着が分かる。

（3）結果

・花の生活史

花序あたりのつぼみ数は4－13個とかなりのばらつくが、網かけ区、訪花区ともに大部分の花序では100%近く（網かけ区の1花序、訪花区の2花序を除き80%以上）が結実した。結実しなかったものの多くは開花前につぼみのまま脱落したものであって、開花した花に対する結実率は大部分の花序で100%で最低でも83%（5/6）に達した（表3－5）。

個々の花の開花期間は約1日であった。その間の形態的变化はほとんど見られなかった。ヤブガラシの場合のように（3－2）、花の形態から開花後の時間を推定することは不可能であった。なお、訪花区の花は、最

長で28時間後にしおれたが、網かけ区では46時間咲きつづけた花があった。
開花しはじめの時刻を特定できた花は24個しかなかったが、開花時刻には
一定の法則はなかった。

表 3 - 5 . ツリフネソウの調査花序ごとのつぼみから結実までの数の変化。

花序No.	調査年	アミカケ区			結実率 (／つぼみ)	結実率 (／花)
		つぼみ数	開花数	結実数		
1	1986	6	5	5	83%	100%
2	1986	5	5	5	100	100
3	1987	6	6	6	100	100
4	1987	10	10	10	100	100
5	1987	6	5	5	83	100
6	1987	7	7	6	86	86
7	1987	4	1	1	25	100

花序No.	調査年	訪花区			結実率 (／つぼみ)	結実率 (／花)
		つぼみ数	開花数	結実数		
1	1986	10	9	9	90%	90%
2	1986	10	10	9	100	100
3	1986	13	13	13	100	100
4	1986	7	6	6	86	86
5	1986	9	8	8	89	100
6	1986	8	8	8	100	100
7	1987	7	6	5	71	83
8	1987	5	4	4	80	100
9	1987	6	6	6	100	100
10	1987	13	10	10	77	100
11	1987	8	8	8	100	100

・花蜜量

網かけ区の花蜜量は花が開いた状態で、かつ、網のかかっている時間、すなわち、網かけ時にすでに開いていた花については網かけ後の時間、網かけ時につぼみであった花については開花後の時間（以下、これを「有効網かけ時間」と呼ぶ）と高い相関があった（図3-14①）。特に、花の盛りをやや過ぎている1986年のデータ（いずれも9月下旬）をのぞいて、1987年のデータだけでみると $r=0.97$ で、

$$[\text{花蜜量}(\mu\text{l})] = 0.1 \times [\text{有効網かけ時間}] + 0.01$$

となった（図3-14②）。

訪花区の花蜜量は、早朝（4時-6時）には $1\mu\text{l}$ 程度たまっている花もあるが、それ以外の時間帯はいずれも $0.4\mu\text{l}$ 以下であった。また、早朝にも $0\mu\text{l}$ の花も見られた（図3-15）。早朝に $0\mu\text{l}$ の花の中には開花直後の花も含まれているが、前日の昼過ぎに開花した花もあった。なお、図3-15には、無マーク花のデータも含めた。糖度はいずれの花でも約40%であった。したがって、糖量の変化パターンは花蜜量の変化パターンとほぼ同じであった。

表3-6. ツリフネソウ上で1986年と1987年に採集された訪花性昆虫。
[]内は採集個体数。

1. 膜翅目 [55]	
トラマルハナバチ <i>Bombus diversus</i> [48]	
ミヤママルハナバチ <i>Bombus honshuesis</i> [2]	
オオマルハナバチ <i>Bombus hypocrita</i> [2]	
クロツヤハナバチ <i>Ceratina megastigmata</i> [1]	
バラハキリバチモドキ <i>Megachile tsurugensis</i> [1]	
2. 鱗翅目 [2]	
ホシホウジャク <i>Mauglossum pynhosticta</i> [2]	
3. 双翅目 [1]	
ヒラタアブ sp. 未同定	
4. 半翅目 [1]	
未同定	

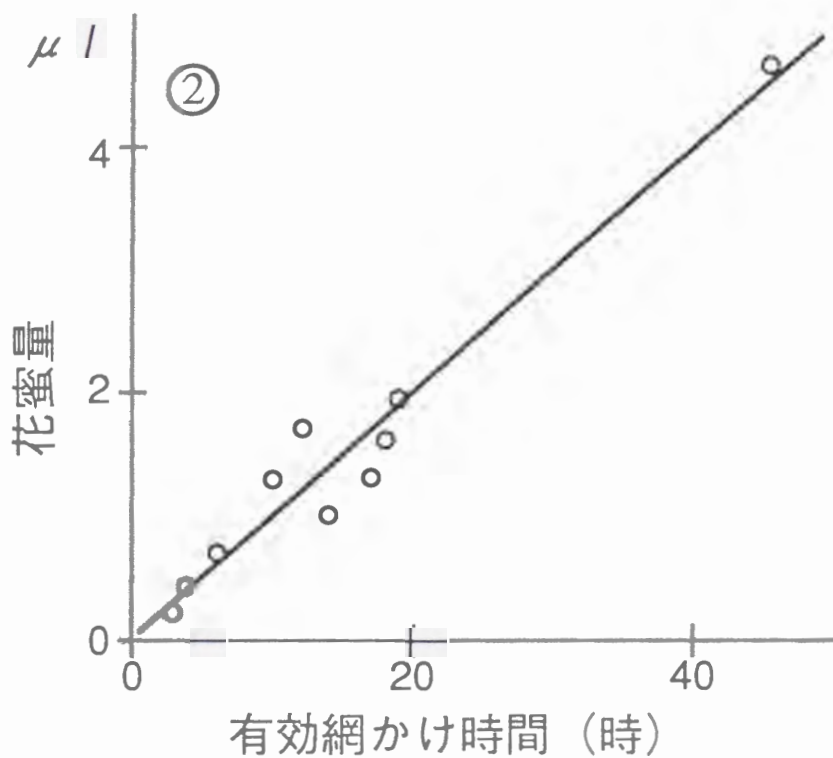
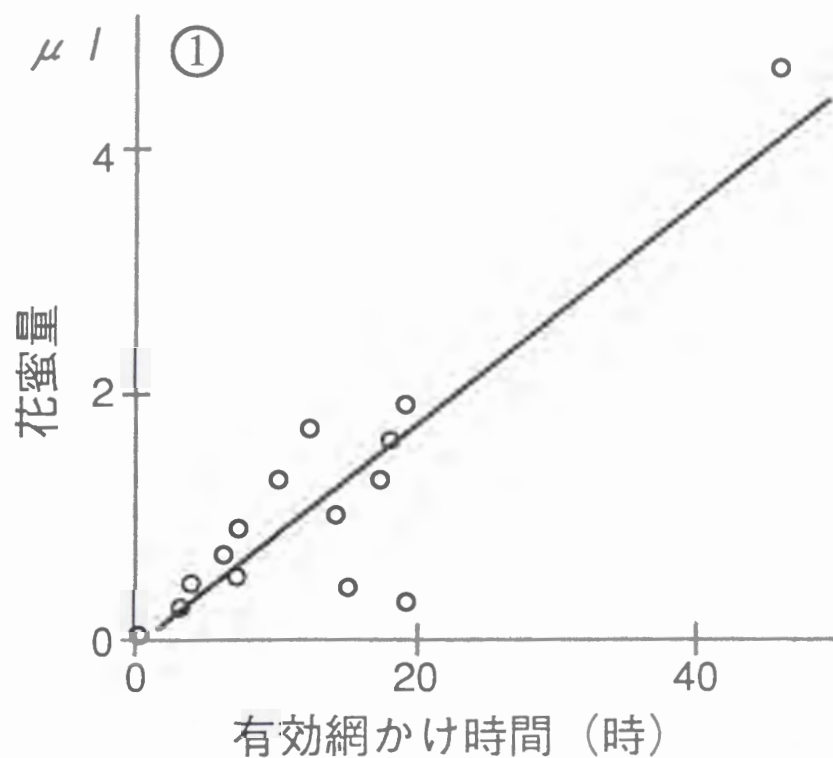


図 3-14. ツリフネソウにおける有効網かけ時間と花蜜量の関係。上は全データを、下は1987年のデータのみを用いた。詳細本文。

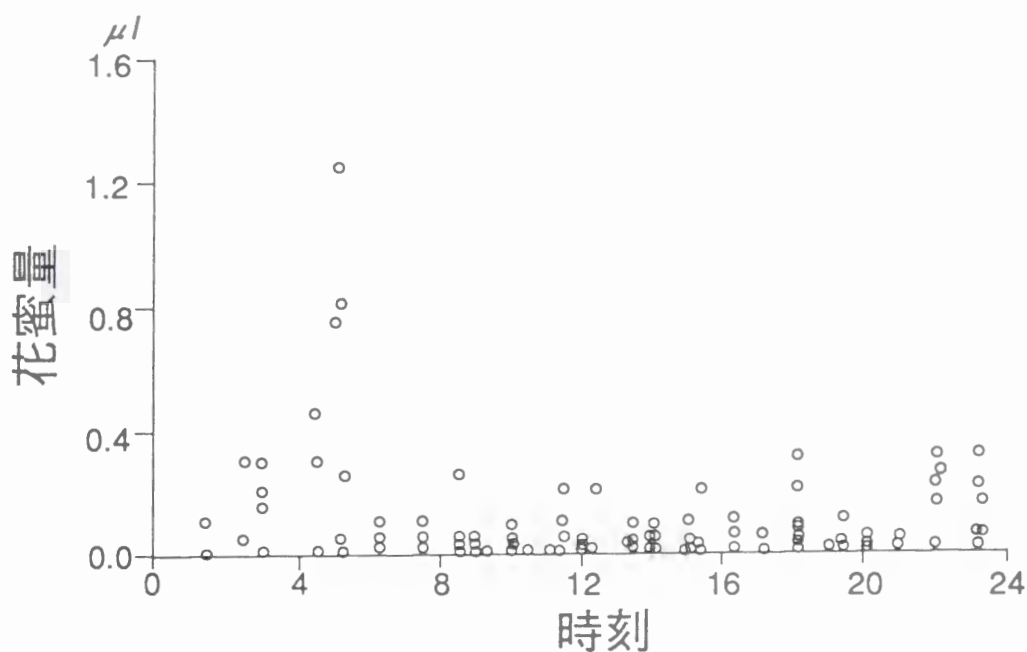


図 3-15. 訪花区におけるツリフネソウの花蜜量の日周変化。各点はひとつの花のデータを示す。

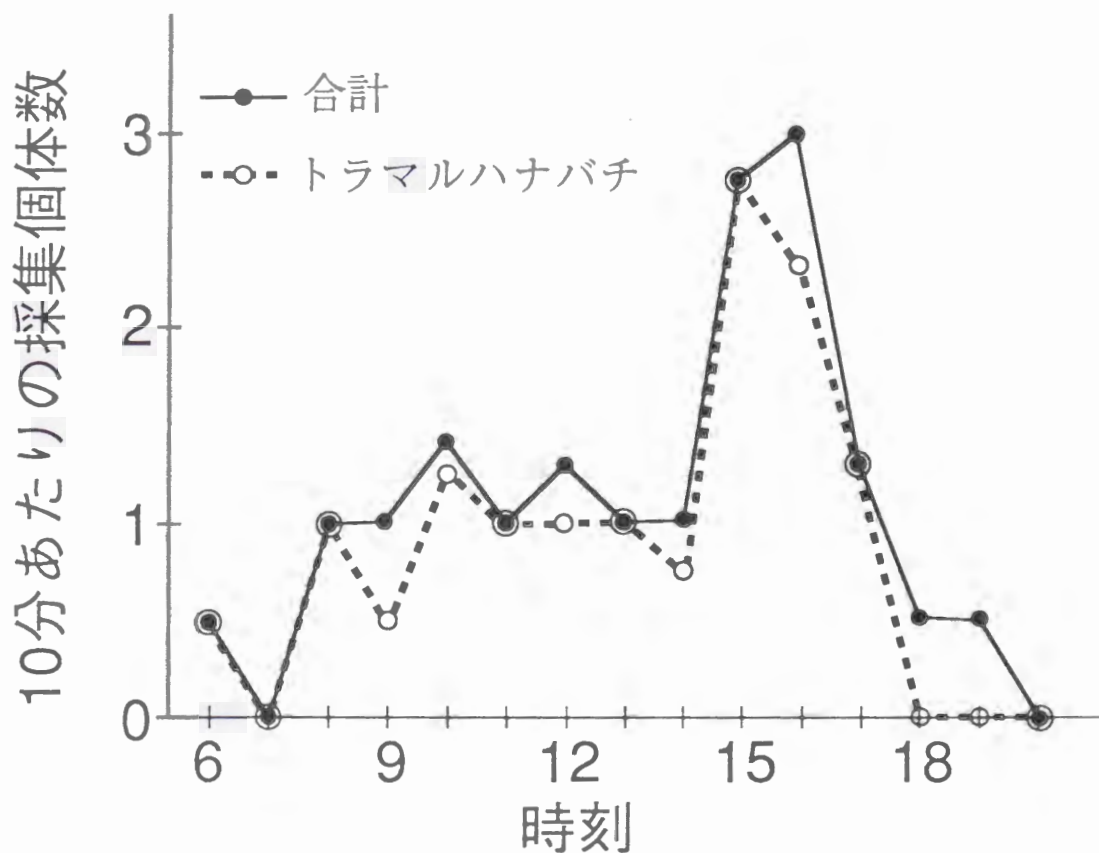


図 3-16. ツリフネソウで採集された訪花昆虫の日周変化。すべての訪花昆虫合計の10分あたりの時刻別平均採集個体数(●)とトラマルハナバチの10分あたりの時刻別平均採集個体数(○)を示す。

・訪花昆虫

ツリフネソウ上で採集した訪花性昆虫の総個体数は59個体であり、そのうち55個体まで同定できた。全体の81%をしめる48個体がトラマルハナバチ (*Bombus diversus*) であった (表 3-6)。トラマルハナバチ以外のマルハナバチも吸蜜にきたが、その比率は低かった (ミヤママルハナバチ *Bombus honshuesis*、オオマルハナバチ *Bombus hypocrita* とともに 2 個体採集)。双翅目や半翅目はもっぱら花粉を食べており、吸蜜しなかった。夜間にはスズメガ類の訪花がみられたが採集できなかった。

もっとも採集個体数の多いトラマルハナバチについて訪花の日周性をみると、夜明け直後 (6 時) に少し来て、7 時頃にはほとんど訪花せず、8~14時はほぼ同じぐらい (平均 1 匹/回) ずつで、15~16時にやや多くなり、夕方になると減少した (図 3-16)。トラマルハナバチ以外の昆虫は採集個体数が少なすぎてはっきりした日周性がみられなかった。図 3-16 にはトラマルハナバチを含む、全採集個体の時刻別平均採集個体数をトラマルハナバチの時刻別平均採集個体数と共に示した。

トラマルハナバチの採集個体の全部の中胸背板にツリフネソウの白い花粉が肉眼で確認できた。アブやスズメガ類のように花に入らないものはもちろんのこと、花に入る他のマルハナバチ類でも肉眼では花粉付着は認められなかった。

(4) 考察

・花蜜の分泌様式と開花戦略

ツリフネソウの花蜜の分泌様式は考えうるもっとも単純な様式であった。ヤブガラシのような日周性もなければ、トチノキのような開花後の時間による分泌率の変化もなかった (3-2、3-4)。有効網かけ時間と花蜜量がきわめて高い相関を示したことから、開花直後から花の終わりまで、常に $0.1 \mu\text{l/h}$ 程度の分泌速度で花蜜を分泌しているものと考えられる。反復採蜜はできないので、消費に対する反応は直接的にはあきらかにでき

ない。しかし、開花後網かけした、すなわち、消費によって花蜜量がほぼゼロとなっていたと思われる花の網かけ後の花蜜量変化と、網かけした花の、開花後の花蜜量変化をいっしょに扱ったにも関わらず、有効網かけ時間と花蜜量の間に、高い相関が得られたことからヒラドツツジにみられたように（3－5）消費に反応して花蜜が分泌されるようなことはないと考えられる。

訪花区で早朝、もっとも多く花蜜を貯めていた花で約 $1.3 \mu\text{l}$ であった。訪花区でも網かけ区同様 $0.1 \mu\text{l/h}$ であったとすると、13時間、消費を受けずに分泌し続けたことになる。主要な消費者であるトラマルハナバチ *Bombus diversus* は、18時－翌朝5時までの間、11時間は訪花しないので、13時間訪花を受けない花が早朝6時にあったとしても不思議ではない。このことから、消費がおこると、分泌速度が増すようなことはないといえよう。ヤブガラシやトチノキでは植物体による花蜜の再吸収がみられた。しかしながら、ツリフネソウでは開花後46時間網をかけつづけた脱落直前の花で $4.6 \mu\text{l}$ の花蜜がみられた。このことから、消費されない場合、再吸収はおろか、分泌をやめることさえもしないと考えられる。

ツリフネソウにおいて、前章で見られたような複雑な花蜜の分泌様式が、見られなかったのは、その花の形態がトラマルハナバチに完全に特殊化しているために、単調に花蜜分泌してもそのほとんどが有効な送粉者であるトラマルハナバチによって利用されるためであると考えられる。前日の昼過ぎに開花していながら、早朝に花蜜量ゼロの花があったことから、夜間、トラマルハナバチがまったく訪花しない間にも消費はおこっていると考えられるが、早朝には多くの花蜜がたまっている花がみられたことから、夜間の消費は昼間ほど多くはないと考えられる。夜間の消費はスズメガ類によるものと考えられるが、そのスズメガ類は採集できなかった。

ツリフネソウは、前章までにあつかった植物とは異なり、1年性草本であるため、種子の生産は必須である。ただし、網かけ区でも90%程度が結実したことから（表3－5）、高い自家和合性をもっているものと考え

られる。したがって、栄養成長と種子形成の間のバランスの問題がないかわりに、自家受粉と他家受粉の問題が生じてくる。

他家受粉そのものの有利性は最後の章でまとめて考察するが、少なくとも自家受粉しなければ有性生殖の価値はないわけであるから、自家和合性の植物においても送粉者との相互適応は重要である。したがって、ツリフネソウに高度な花蜜分泌機構が進化しなかったのは、あくまで形態的な特殊化が十分に進化したためであって、自家和合性ゆえというわけではないであろう。

ツリフネソウの花期は、7月－9月（北村ら、1961）、ないしは、8月－10月（佐竹ら、1985）と約3ヶ月におよぶ。ヤブガラシほどではないが（3－2）、比較的、花期の長い花である。これもトラマルハナバチという形態的に特殊化した送粉者がいるため、他の植物と送粉者をめぐる競争があまりおこっていないためと思われる。

・訪花昆虫の訪花様式

次節のトチノキの場合とは異なり、ツリフネソウではマルハナバチの早朝の訪花のピークは全体としてみてもみられず、夕方には訪花が少なくなった（図3－16）。トラマルハナバチは早朝から活動でき、かつ、早朝にはツリフネソウにも多くの花蜜がたまっている（図3－15）。にもかかわらず、早朝よりもむしろ昼過ぎに多く訪花していることになる。

ツリフネソウの花が形態的にトラマルハナバチに特殊化しているため、トラマルハナバチは、ツリフネソウの花蜜をめぐる他種の昆虫との競争では圧倒的に有利である。それゆえ、上記のような訪花の日周性がみられたのであろう。すなわち、マルハナバチ類は、一般に、高度な体温調節機能を利用して、温度の低い時間帯に花蜜をとりにいくことで、他種との競争を避けるといわれているが（Heinrich, 1972, 1979）、体温を上げるためには当然エネルギーが必要であるから、他種との競争がほとんど問題にならないツリフネソウでは、体温を上げて早朝に訪花するよりも、十分気温が

上がってから訪花する方が有利なのであろう。トチノキにおいてもミツバチの訪花がみられない木ではマルハナバチ類は、必ずしも、早朝に訪花しなかった（3－4）。以上のことから、マルハナバチ類が、早朝に訪花するのは、多種との競争の結果であって、種間競争が問題にならない場合には特に早朝に訪花するわけではないと考えられる。

花蜜をめぐる競争がまったくないと仮定すると、ツリフネソウの花蜜は常に同じ分泌率で分泌されているわけであるから、できるだけ多くの花蜜が貯まっているときに訪花するため、体温を上げることなく飛行できる範囲でできるだけ遅く訪花すると予測される。しかし、現実には種内の競争がある。種内競争だけを考えると、できるだけ早く訪花する方が戦略上有利である。ツリフネソウを訪花するトラマルハナバチの日周パターンは遅く訪花することをすすめる「花蜜の貯り方」と早く訪花することをすすめる「種内競争」の二つの要因に対する混合戦略の結果として図3－15に示したような昼過ぎにピークをもったパターンになったものと考えられる。

3－4. 複数種のマルハナバチが送粉するトチノキ

(1) はじめに

トチノキ (*Aesculus turbinata*) は低山地帯の谷筋の肥沃なところに多く生えているブナ林帯の代表的な落葉高木である。分布の北限は北海道の銭函付近で、本州、四国、九州にも分布する。特に東北地方によく見られ、九州では稀である。トチノキ科 (*Hippocastanaceae*) でわが国に自生するのはこの1種しかない (平井, 1979)。

トチノキの花は長さ20－30cmの円錐花序に5月末から6月初めに開花する (図3－

17)。蜜腺は奥まったところに隠されており、外からは見えないが、花蜜のあ
りかは蜜標によって示されている。個々の小花の花蜜量も比較的多く、一花序に百数十花がつき、ひとつの木に数百の花序がつくため、地域昆虫群集
にとっての蜜



図3－17. トチノキの花序に訪花したオオマルハナバチの女王。

源としての価値は高く、花蜜とそれを利用する昆虫群集を研究するにも好適な材料である。養蜂上も重要な蜜源植物であるが、これまでトチノキの花蜜分泌様式や送粉様式についてはほとんど研究されなかった（中野, 1972）。ただ、トチノキのように奥まったところに蜜腺のある花は、花蜜の定量のために花を壊さなくてはならない。したがって、ひとつの花から繰り返し採蜜することは不可能で、花蜜の分泌パターンを正確に知るのは困難である。

この種の花蜜を利用できるのは、ある程度、長い口器をもつ昆虫に限られるが、複数種のマルハナバチとミツバチが多数訪花しており、いずれも、体表に一見して分かるほど多量の花粉をつけている。これ以外にも多種の昆虫が訪花するようである。前節までの2種の花とは異なり、複数種の送粉者を利用している可能性の高い種である。ここでは、複数種のマルハナバチに送粉される例としてトチノキの送粉者利用と花蜜分泌様式について、述べることにする。

すでに述べたように、2章のような歩きながらの全地域的調査では、トチノキのような高木での訪花昆虫の採集効率が悪く、採集数はどうしても少なくなる（2個体）。このため、奇妙なクラスター分けの結果がでてしまう。トチノキ科が、トラマルハナバチやミヤママルハナバチの少ないクラスター3に入ったにも関わらず、その科で1種しかないトチノキが、ミヤママルハナバチの多いクラスター1に入った。この問題については、トチノキに関する詳細な調査結果を示した後で、詳しく考察する。

（2）方法

・調査地

トチノキ (*Aesculus turbinata*) の調査は、地域群集の調査をおこなったのと同じ芦生演習林（2-2-1（1））内の長治谷作業所近くの4本のトチノキにおいておこなった。調査した4本のうち、2本（No. 1, 2）は、長治谷作業所のすぐ前で、残りの2本（No. 3, 4）は、林道沿いに車で5

分ほどの下谷にあった（図3-18）。調査木の樹高はNo.1が13m、No.2が12m、No.3が18m、No.4が25mであった。それぞれの木に、ヤブガラシやツリフネソウの場合と同様に、網かけ区と訪花区を設けた。各調査区は、地上から木の頂への間に、ほぼ均一に設け、上の方は、木に登って調査した。木に登るさいには、岩登り用の道具（ザイル、ハーネス、ユマール等）を利用して楽に登れるようにした。花蜜の調査には木に登ることが不可欠であり、訪花昆虫の採集も木に登らないと効率が悪い。

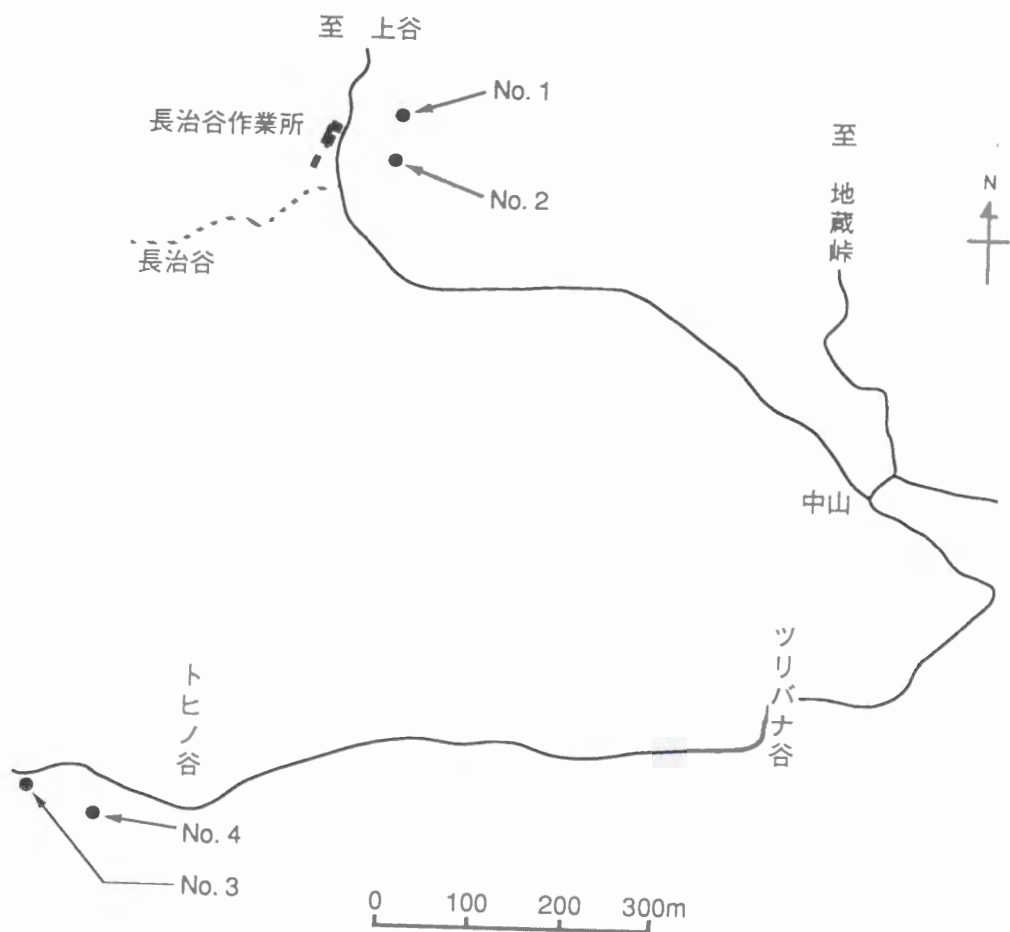


図3-18. 芦生長治谷でのトチノキの調査地。調査木を●で示す。林道を実線で示し、歩道を破線で示した。芦生全域の地勢は図2-1参照。

・花の生活史

全体的な季節変化をおおまかに知るため1986年5月21日から28日、同年6月3日から6月16日、1987年5月18日から6月10日、1988年5月19日から6月10日の期間、1989年5月23日から6月16日の期間さきにのべた4本の調査木において開花状況（「つぼみ」「咲かけ」「さかり」「終りかけ」のいずれかで評価）を調べた。

花序ごとのつぼみ数および総花数は、すでにのべたようにきわめて多い（数十から数百）。トチノキの花には雄性花と両性花があるが、両性花の数は雄性花の数に比べると少なく、百数十個の花をつける大きな花序でも両性花はせいぜい二十数個であった。そこで、結実率の推定のために花序ごとの両性花の数と結実数を網かけ区17花序（1986年15、1987年2）、訪花区70花序（1987年20、1988年15、1988年16、1989年19）で調べた。結実数の調査は1986年は9月20日に、1987年は7月16日と9月3日の2回、1988年は9月3日に、1989年は9月15日におこなった。網かけ区10花序のうち、1花序（No.3の木、両性花数22）には他の木（No.2）の花粉を人工的につけ、9花序（No.2の木に1、No.3の木に7、No.4に1）には、それぞれ、同じ花序の花粉を人工的につけ、他家受粉と自家受粉の結実に及ぼす影響を調べた。また、1987年を除く3年は、No.2とNo.3の木の総花序数と結実した花序の総数も木ごとに調査した。

1985年の予備調査で花粉を生産しているおしべの数と蜜標の色が開花後の日数とともに変化することが分かっていたので、1986年の6月3日から6月8日の間に花を識別して、おしべの花粉生産状況と蜜標の色を記録した。

・花蜜量

花蜜量の測定に用いた花序は網かけ区19花序（1986年No.1－3に各2花序、1987年No.3に2花序、No.4に1花序、1988年No.2－4に各2花

序、1989年No. 2 とNo. 3 に1花序、No. 4 に2花序）と訪花区39花序（1986年No. 1, 3に各1花序、No. 2に4花序、No. 4に3花序、1987年No. 3に3花序、No. 4に9花序、1988年No. 2に5花序、No. 3に4花序、No. 4に1花序、1989年No. 2に4花序、No. 3に3花序、No. 4に11花序）であった。

先に述べた花の生活史の調査期間中、晴天の日を選び、4本の調査木に様々時刻にのぼって、花蜜の測定をおこなった。トチノキの花は、すでにのべたように、花を壊さなければ花蜜の測定ができないので、測定に際しては花を花序から切りはなした。花蜜の定量にはヤブガラシやツリフネソウと同じように定量用キャピラリー（Microcap）を用いた。1986年と1987年には、ひとつの花から得た花蜜の総量が1 μ lを越える場合には、糖度計（アタゴ500）によって糖度を決めた。1988年と1989年には、ひとつの花から得た花蜜の総量が0.1 μ lを越える場合には、Bellingham & Stanley社のポケット式屈折率計によって糖度を決めた。糖重量の推定は前章までと同様、蔗糖溶液と仮定して推定した。測定時におしべの花粉生産状況と蜜標の色を記録し、開花後の経過日数（日齢）を推定した。それぞれの測定結果（花蜜量と糖重量）は、網かけ区、訪花区を区別して、花の性（両性花と雄性花）、調査年度、調査木、日齢、調査時刻によって分析した。なお、時刻については正時を中心に前後30分にとったデータをその時刻のデータとみなした。

・訪花昆虫

トチノキに訪花する昆虫を1986年5月21日－5月28日、同年6月3日－6月16日、1987年5月18日－5月30日、同年6月2日－6月10日、1988年5月24日－6月8日、1989年5月24日－6月8日の間の晴天の日に、4本の調査木で、採集した。採集に際しては昆虫の分類群は考えずにできる限り多く採集するようにした。ヤブガラシやツリフネソウの場合と同様に、6:00-17:00の間の様々な時刻に採集し、正時を中心に前後30分をその時刻のデータとみな

して平均した（3－2）。昆虫の種類は考えずにできるだけ多くの個体を採集するようにした。1回の採集は30分にするようにした。

トチノキを訪花する多種の昆虫には訪花パターンや訪花行動に違いがある可能性がある。そこで、採集調査とは別に1987年5月31日7:20-16:10と同年6月1日8:10-16:10の間、No.3の木のひとつの訪花区花序を訪花する昆虫の行動を連続して観察した。この際、観察した花序をケント紙にスケッチして、その上に重ねたトレーシングペーパーに、昆虫が訪花するごとに、花序内での小花への訪花パターンと花の上での行動を記入していき、最後にケント紙上のスケッチに花の蜜標の色を記録した。訪花昆虫の種類は、一見して区別できる範囲で分類した。すなわち、ミツバチ、マルハナバチ、その他のハナバチ、ハナアブ、その他の双翅目、チョウ、鞘翅目、その他に分類した。この観察調査の間は、なるべく訪花行動に影響を及ぼさないために、昆虫採集、花蜜採集ともにおこなわなかった。

（3）結果

・花の生活史

トチノキの花は5月下旬～6月上旬に咲き始め、6月上旬～6月中旬にはほぼ終わった（表3－7）。トチノキの調査では花が完全に散るまでは見届けなかったが、6月中旬以後の花は単に木についていただけで、花蜜も出さず、訪花されることもなかった。

個々の花は、開花後1－2日の間、徐々におしべが花粉を生産して、開花後3日で、1花あたり6－7本あるおしべのすべてが花粉を生産し終え、その後、蜜標が黄色から、赤へと変化した（図3－19）。この変化は雄性花でも両性花でも同じであって、両性花のめしべの形態はほとんど変化しなかった。開花後4日以上経った花は花粉生産や蜜標の色だけでは区別できないが、花卉の傷みぐあいから開花後の経過日数を知ることは可能であった。ひとつの花が咲きつづけるのは、7－8日間であった。

全体としての開花期間は約20日間で年によらない。開花期間中の晴天

日数は、年によって異なり、1986年に18日、1987年に14日、1988年に6日、1989年に14日であった（図3-20）。個々の木についてみると、花の「さかり」は約10日間であった。ひとつの木の中の花序はほぼ同調して開花した。したがって、個々の花序についてみても、さかりの期間は10日ぐらいであった。ひとつの花序には数十～百数十の花がつくが、このうち両性花は平均4.5個（0～22個、S.E. 0.8個）で残りは雄性花であった。

表3-7. トチノキの開花のフェノロジー。それぞれの年次の調査木ごとにつぼみ、咲きかけ、さかり、終わりかけの月/日を示す。

	つぼみ	咲きかけ	さかり	終わりかけ
1986年				
No.1	- 6/2	6/3-6/5	6/6-6/14	6/15-
No.2	- 6/2	6/3-6/5	6/6-6/14	6/15-
No.3	- 5/23	5/24-5/27	5/28-6/8	6/9-
No.4	- 5/21	5/22-5/25	5/26-6/5	6/6-
1987年				
No.1	- 5/21	5/22-5/25	5/26-6/8	6/9-
No.2	- 5/21	5/22-5/25	5/26-6/7	6/8-
No.3	- 5/23	5/24-5/26	5/28-6/6	6/8-
No.4	- 5/20	5/21-5/24	5/25-6/7	6/7-
1988年				
No.1	- 6/3	6/3-6/7	6/7-? (6/10調査打ち切り)	
No.2	- 6/3	6/4-6/6	6/7-?	
No.3	- 5/30	5/31-6/2	6/2-6/9	6/10-
No.4	- 5/20	5/21-5/26	5/27-6/5	6/6-
1989年				
No.1	- 5/29	5/30-6/4	6/5-6/13	6/14-
No.2	- 5/25	5/26-5/30	5/31-6/7	6/8-
No.3	- 5/23	5/24-5/29	5/30-6/7	6/8-
No.4	- 5/23	5/23-5/24	5/25-6/5	6/6-

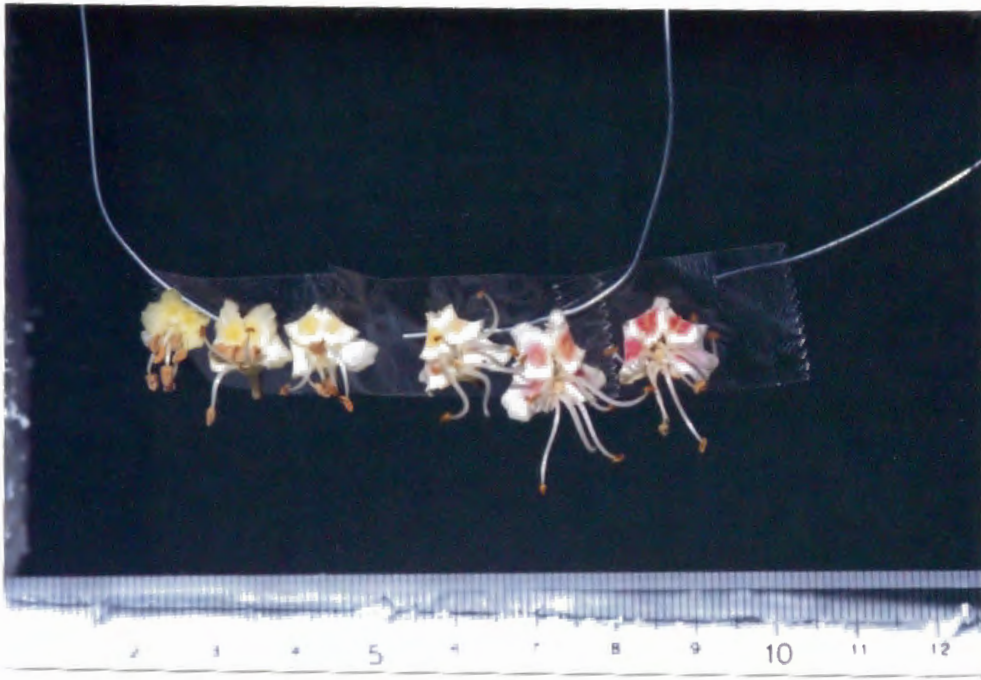


図3-19. 開花後日数(日齢)によるトチノキの花の変化。左から順に開花直後、1日後、2日後、4日後、6日後、8日後の花を写した。3日後までは順次おしべが伸びて花粉を生産して上を向いた。4日後には蜜標の色が黄色から赤へと変色した。

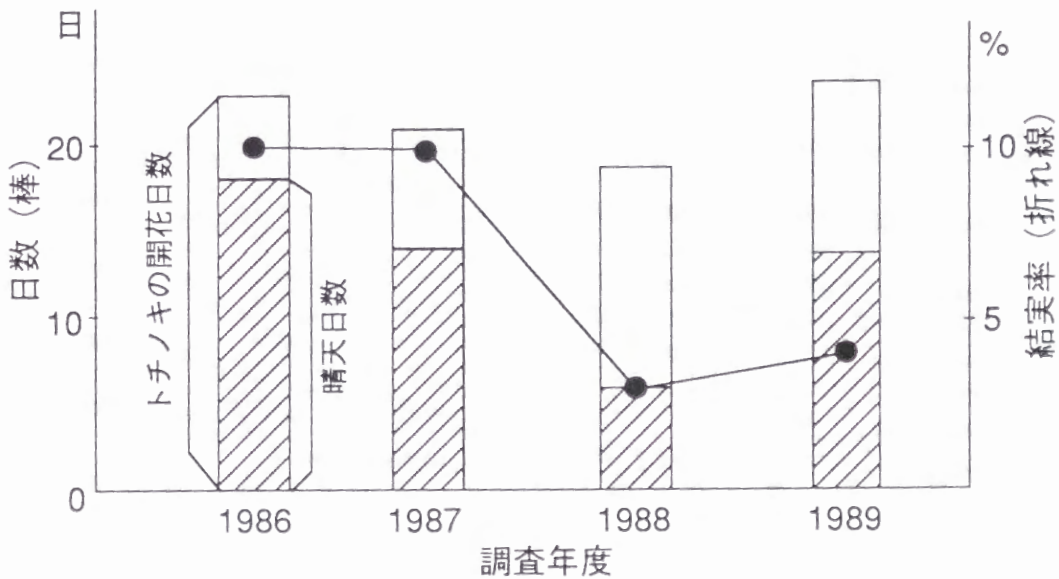


図3-20. トチノキの開花期間の日数とその間の晴天日数(棒)の年次変化とそれともなう、結実率の変化。開花期間の日数は年によらずほぼ一定であるが、送粉者が活動できると考えられる晴天日数は年によって異なる。1988年は晴天日が少なく、結実率が低い。1989年は晴天日が多いにもかかわらず、結実率が低い。

花序あたりの訪花区での結果数は0－4個で、平均結実率は1986年に10%、1987年に10%（ただし、7月の時点では13%、この後1花序あたりに10個以上実のなっていたものは台風の季節に未成熟のまま脱落した）、1988年に4%、1989年には木によって著しく異なり1%－10%（平均4.5%）であった（表3－8）。網かけ区では、人工的に受粉しなかった花序、及び、人工的に同じ木の花の花粉をつけた花序では結実は見られなかった。いずれの網内にも正常な実の1/4ぐらいの小さな未成熟果が落ちていた。網かけ区で、他の木の花粉を人工的に付けた場合には14%の結実がみられた。

木ごとにみた総花序数は1986年にはNo. 2の木で約200花序、No. 3の木で約350花序、1988年にNo. 2の木で約200花序、No. 3の木で約400花序、1989年にNo. 2の木で約200花序、No. 3の木で約400花序であった。木ごとにみた1個以上結実した花序の数は1986年にはNo. 2の木で約100花序、No. 3の木で約120花序、1988年にNo. 2の木で約10花序、No. 3の木で約70花序、1989年にNo. 2の木で約70花序、No. 3の木で約16花序であった。ひとつの花序には最大12個の実がなったが、1個以上結実した花序での平均結実数は、通常、約2個で、1988年のNo. 3の木のみ約4個であった。

以上をまとめると、通常、1本のトチノキには200－400の花序がつき、ひとつの花序に平均5個ずつの両性花がつくので、木あたり両性花数は1000－2000、結実するのは50-100花序に平均2個ずつで、木あたり100－200、両性花数に対する結実率は約10%になる。トチノキの結実率は晴天日数の少なかった1988年に全体的に低く、一部の木では1989年に低い（図3－20）。また、1989年に結実率の低いNo. 3の木では、1988年に花序あたりの結実数が増し、結実率の低下はそれほどひどくない。ただし、この傾向はマークをつけた少数の花序の結実からは読みとれないので、1988年のような年には木全体の結実を調べた結果を優先的に見るべきである（表3－8）。

表 3 - 8 . 花序あたりの平均両性花数及び結果数。平均±S.E. (最小-最大) で示した。結果数については、1986年は9月20日時点の実の数とそれに9月20日時点で確認できた花序内の脱落跡をあわせた値を示し、1987年は7月16日と9月3日の結果数を示した。結実率については、途中脱落があっても途中脱落を含めた値を主に示し、途中脱落をのぞいた値を() 内で示した。1988年と1989年については、一回調査の結実数と結実率を示すが、その時点では花序内には脱落痕は認められなかった。また、1987年以外の年は、2と3の木で木全体の結実を調べたので、その木の平均両性花数と木全体の結実状況から推定した結実率を[]内に示し、それぞれの木の花序数で重み付けした訪花区全体の推定結実率も同様に[]内に示す。

1986年						
木No.	条件	調査花序数	両性花数	結果数(脱落跡を含む)	結果数(9月20日)	結実率
1	訪花区	4	3.4±2.5(0-13)	0.2±0.2(0-1)	0.2±0.2(0-1)	6 %
2	訪花区	7	0.7±0.5(0-3)	0	0	0 % [10 %]
3	訪花区	9	6.0±2.0(0-17)	0.9±0.4(0-3)	0.2±0.1(0-1)	15 %(4%) [10 %]
訪花区全体		20	3.8±1.2(0-17)	0.4±0.2(0-3)	0.2±0.1(0-1)	10 %(5%) [10%]
1	アミカケ区 未受粉	2	2.5±2.5(0-5)	0	0	0 %
2	アミカケ区 未受粉	4	1	0	0	0 %
2	アミカケ区 自家受粉	1	10	0	0	0 %
3	アミカケ区 自家受粉	7	2.2±1.5(0-10)	0	0	0 %
3	アミカケ区 他家受粉(x No.2)	1	22	3	1	14 %(5%)
1987年						
木No.	条件	調査花序数	両性花数	結果数(7月16日)	結果数(9月20日)	結実率
4	訪花区	15	5.2±1.3(0-16)	0.7±0.3(0-3)	0.5±0.2(0-3)	13 %(10%)
4	アミカケ区 未受粉	1	2	0	0	0 %
4	アミカケ区 自家受粉	1	4	0	0	0 %
1988年						
木No.	条件	調査花序数	両性花数	結果数(9月3日)	結実率	
2	訪花区	3	4.0±4.0(0-12)	0	0 %	[1 %]
3	訪花区	7	3.2±0.7(0-8)	0	0 %	[5 %]
4	訪花区	6	8.7±2.3(0-15)	0.7±0.07(0-4)	8 %	
訪花区全体		16	5.0±1.2(0-15)	0.2±0.2(0-4)	4 %	[4 %]
1989年						
木No.	条件	調査花序数	両性花数	結果数(9月15日)	結実率	
2	訪花区	4	3.3±2.9(0-12)	0	0 %	[10 %]
3	訪花区	5	10.2±3.6(3-22)	1.8±0.8(0-4)	17 %	[1 %]
4	訪花区	10	1.9±0.4(0-4)	0	0 %	
訪花区全体		19	4.4±1.3(0-22)	0.5±0.2(0-4)	11 %	[4.5%]

・花蜜量

網かけ区、訪花区を区別して、花蜜量と糖重量の分散に有効な主要因を、花の性（両性花と雄性花）、調査年度、調査木、日齢、調査時刻によって分散分析した。この結果、花の性は花蜜量、糖重量の分散にほとんど無関係で、調査年度によって訪花区の花蜜量、糖重量がことなり、調査木、日齢、調査時刻によって、両区の花蜜量がことなることなどが分かった（表 3-9）。

全データをこみにした網かけ区の 1 花あたり平均花蜜量は、調査年度によらず、約 1 μ l で、平均糖重量は 0.5mg であった。訪花区の花蜜量、糖重量は、上記の分散分析の結果どおり、調査年度で異なり、1988 年と 1989 年にその前の 2 年よりも多い（図 3-21、3-22）。

表 3-9. トチノキの花蜜に関する分散分析表。網かけ区、訪花区を区別して、花蜜量と糖度、糖重量の分散を、花の性（両性花と雄性花）、調査年度、調査木、日齢（開花後日数）、調査時刻の 5 要因によって分散分析した。* で示す危険率 5% 以下の要因を有意な要因とみなす。

網かけ区					
変量：花蜜量					
要因	自由度	Type III SS	F 値	確率	
花の性	1	0.07	0.09	0.7705	
調査年度	3	5.14	2.04	0.1083	
調査木	3	13.68	5.44	0.0012 *	
日齢	10	94.50	11.26	0.0001	
調査時刻	13	63.92	5.86	0.0001	
変量：糖度					
要因	自由度	Type III SS	F 値	確率	
花の性	1	25.07	0.32	0.5709	
調査年度	3	705.28	3.02	0.0304 *	
調査木	3	2264.06	9.70	0.0001 *	
日齢	9	2473.06	3.53	0.0004 *	
調査時刻	13	14916.87	14.74	0.0001 *	
変量：糖重量					
要因	自由度	Type III SS	F 値	確率	
花の性	1	351.9	0.18	0.6677	
調査年度	3	3956.6	0.69	0.5573	
調査木	3	30103.2	5.27	0.0015 *	
日齢	9	254015.6	14.82	0.0001 *	
調査時刻	13	84286.0	3.40	0.0001 *	
訪花区					
変量：花蜜量					
要因	自由度	Type III SS	F 値	確率	
花の性	1	0.02	0.03	0.7621	
調査年度	3	8.34	15.44	0.0001 *	
調査木	3	1.61	2.98	0.0314 *	
日齢	10	6.26	3.47	0.0002 *	
調査時刻	13	18.58	7.94	0.0001 *	
変量：糖度					
要因	自由度	Type III SS	F 値	確率	
花の性	1	22.1	0.27	0.605	
調査年度	3	1054.2	4.27	0.006 *	
調査木	2	706.0	4.29	0.015 *	
日齢	10	1119.2	1.36	0.204	
調査時刻	12	14366.7	14.55	0.000 *	
変量：糖重量					
要因	自由度	Type III SS	F 値	確率	
花の性	1	778.6	0.92	0.340	
調査年度	3	11816.4	4.63	0.004 *	
調査木	2	9266.1	5.45	0.005 *	
日齢	10	8745.3	1.03	0.423	
調査時刻	12	31789.4	3.11	0.001 *	

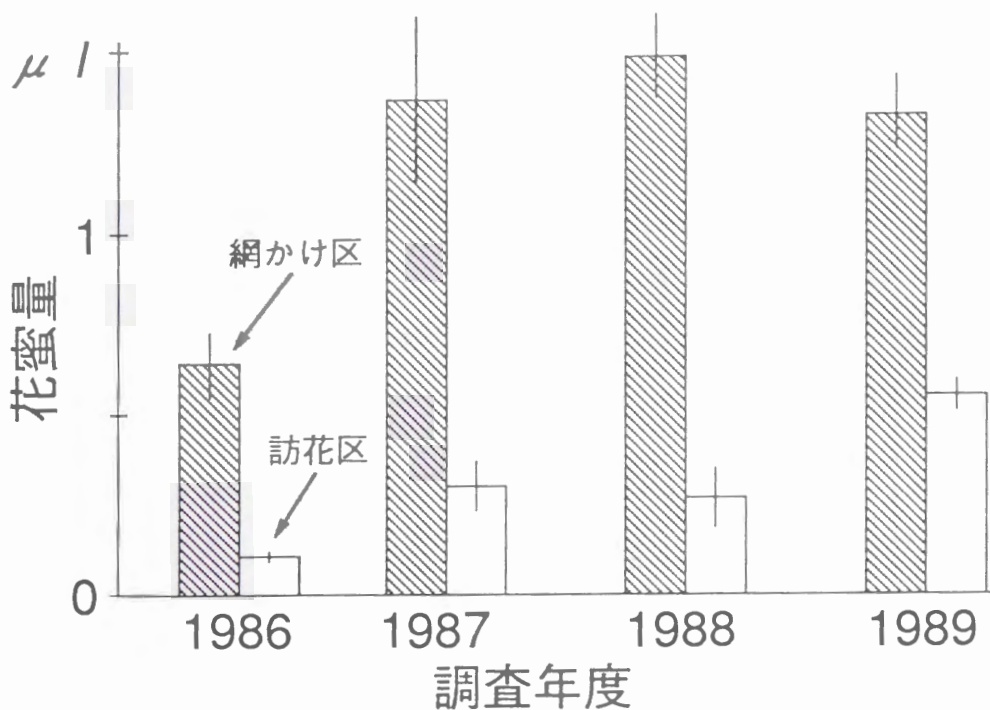


図3-21. 網かけ区(斜線をつけた棒)と訪花区(白抜きの棒)におけるトチノキ1小花あたりの花蜜量の調査年度別平均。縦線は標準誤差を示す。詳しい統計的解析については表3-9参照。網かけ区の平均花蜜量は毎年ほぼ1 μl であった。訪花区の花蜜量は年によって異なり、とりわけ1989年に多い。

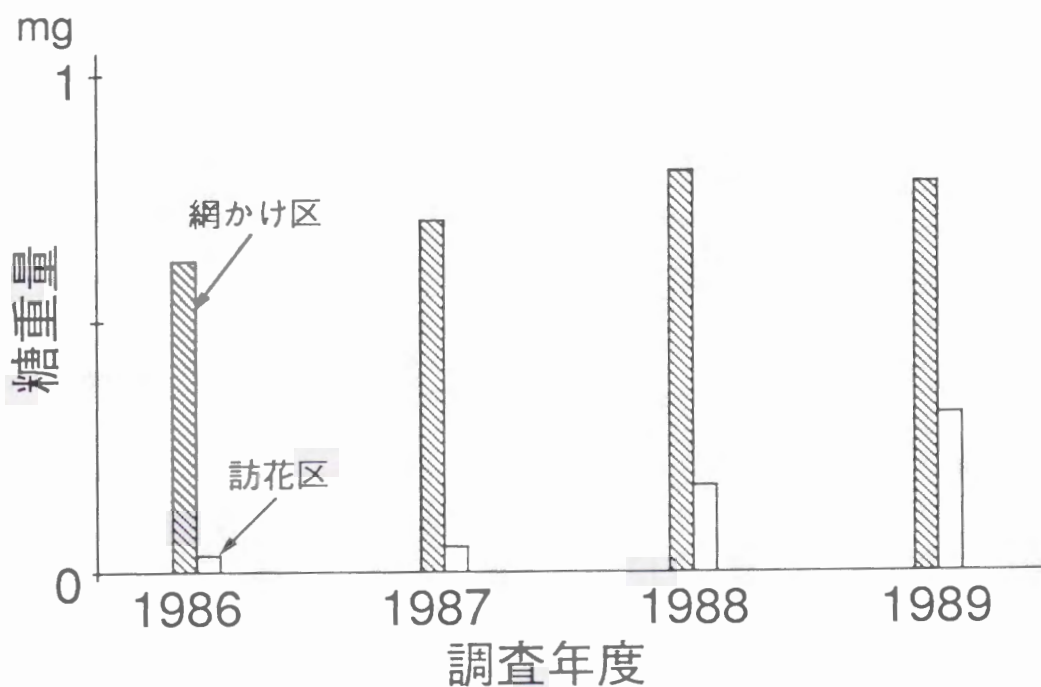


図3-22. 網かけ区(斜線をつけた棒)と訪花区(白抜きの棒)におけるトチノキ1小花あたりの糖重量の調査年度別平均。統計的解析については、表3-9参照。網かけ区の平均糖重量は毎年ほぼ0.5mgであった。訪花区の糖重量は年によって異なり、1988年や1989年に多い。

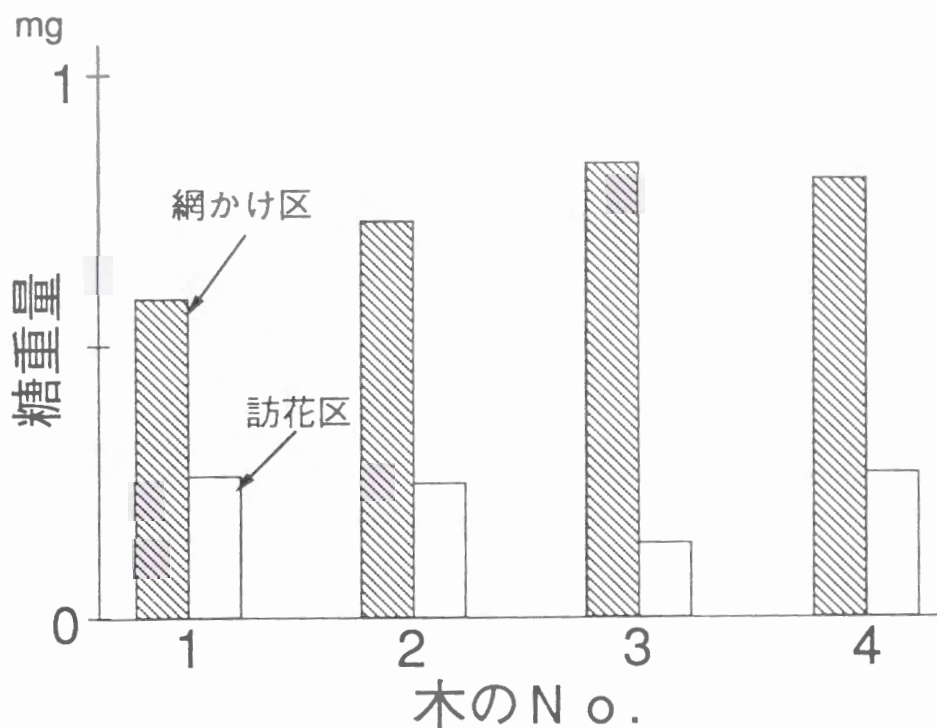


図3-23. 網かけ区(斜線をつけた棒)と訪花区(白抜きの棒)におけるトチノキ1小花あたりの花蜜量の木別平均。縦線は標準誤差を示す。詳しい統計的解析については表3-9参照。木によって平均花蜜量が異なるが、網かけ区で花蜜量の多い木(No. 3, 4)と訪花区で花蜜量の多い木(No. 2と4)は一致しなかった。

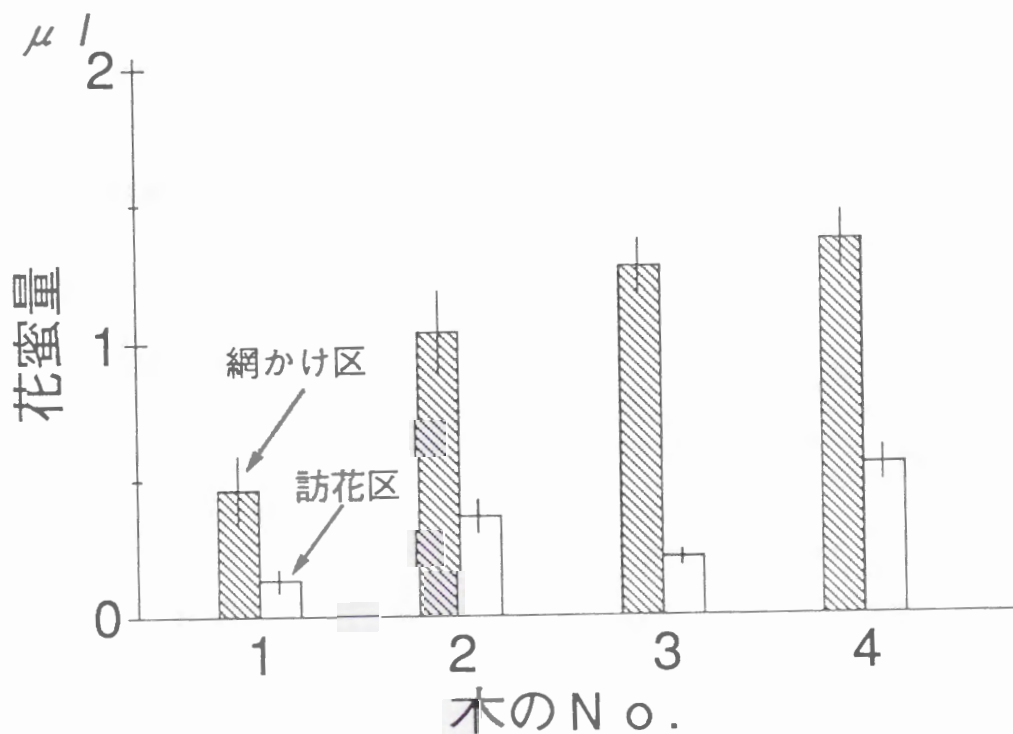


図3-24. 網かけ区(斜線をつけた棒)と訪花区(白抜きの棒)におけるトチノキ1小花あたりの糖重量の木別平均。統計的解析については、表3-9参照。木によって網かけ区の平均糖重量が異なり、網かけ区の糖重量の多い木(No. 3, 4)ほど、訪花区の平均糖重量は少ない傾向があった。

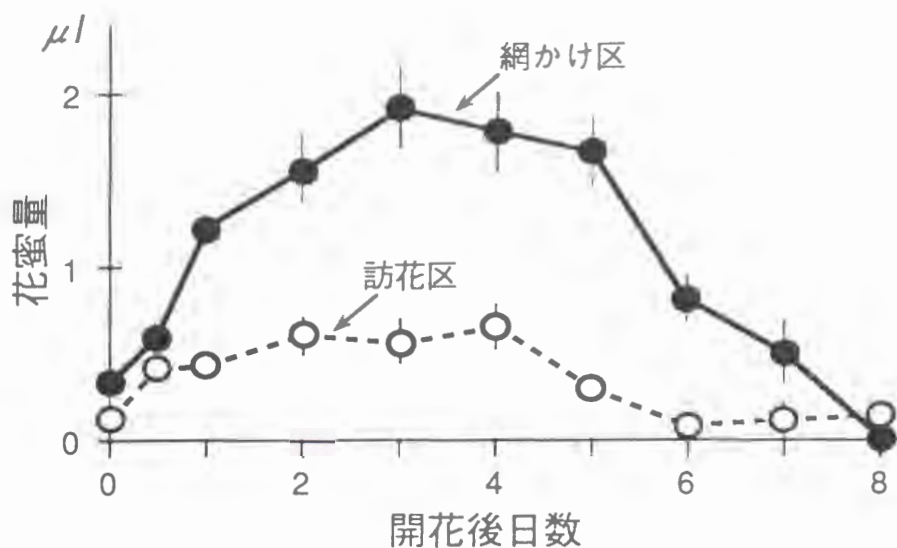


図3-25. 網かけ区(実線)と訪花区(破線)におけるトチノキ1小花あたりの花蜜量の開花後日数別の平均。縦線は標準誤差を示す。詳しい統計的解析については表3-9参照。

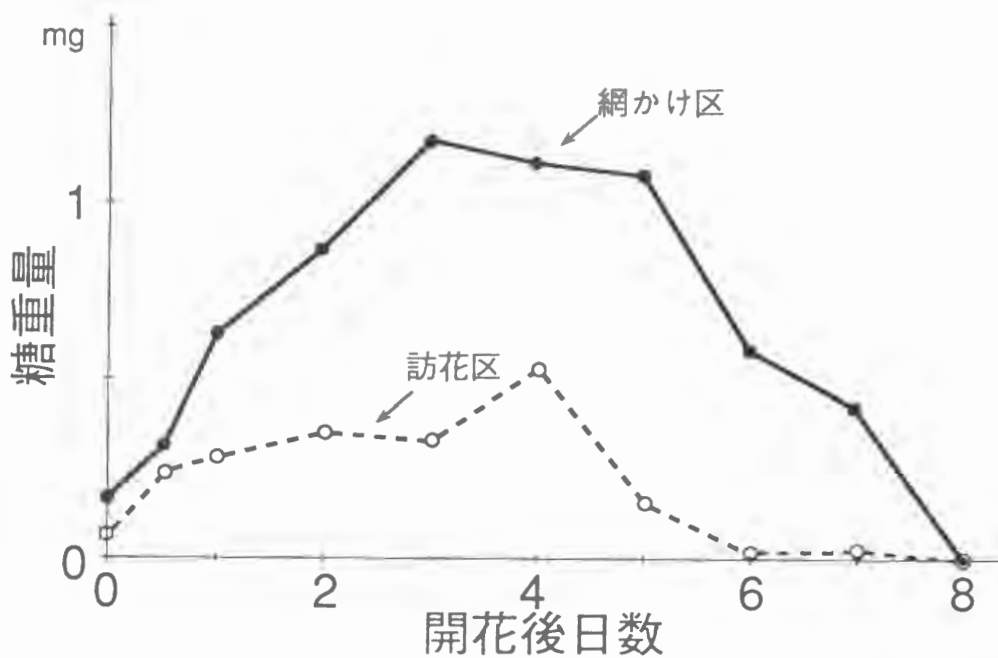


図3-26. 網かけ区(実線)と訪花区(破線)におけるトチノキ1小花あたりの糖重量の開花後日数別の平均。統計的解析については、表3-9参照。

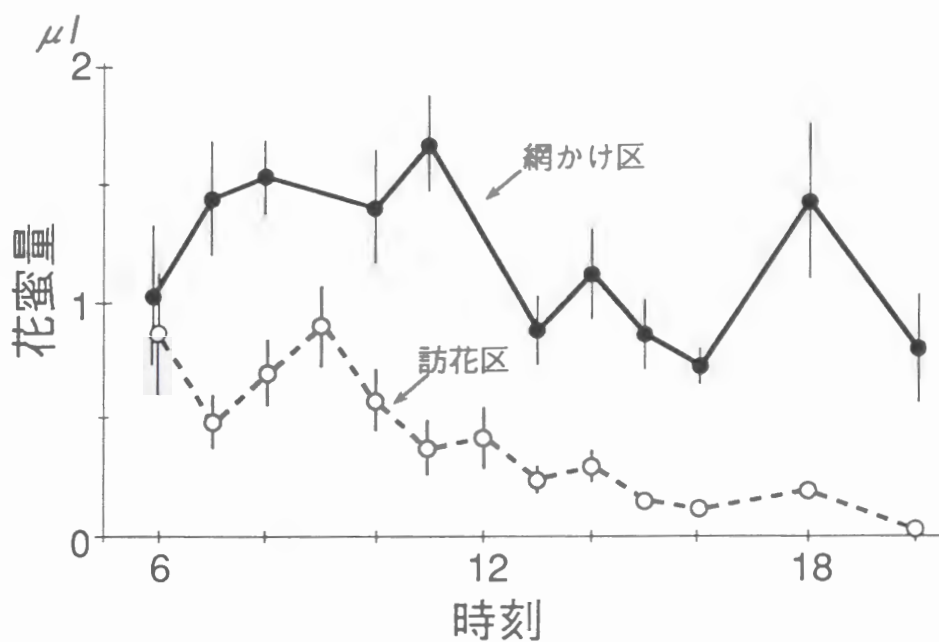


図 3-27. 網かけ区(実線)と訪花区(破線)におけるトチノキ 1 小花あたりの花蜜量の時刻別の平均。縦線は標準誤差を示す。詳しい統計的解析については表 3-9 参照。

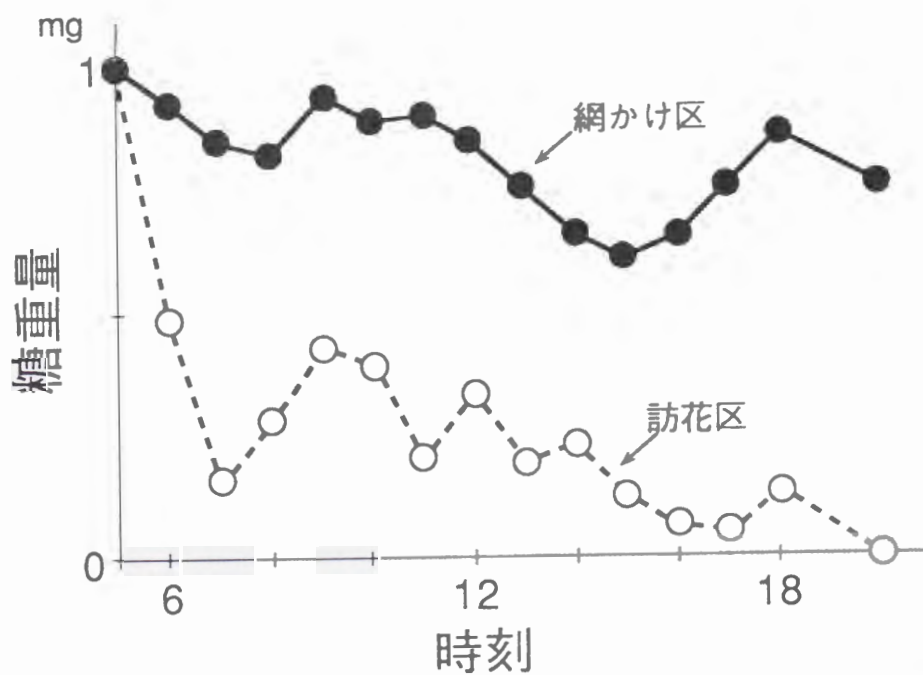


図 3-28. 網かけ区(実線)と訪花区(破線)におけるトチノキ 1 小花あたりの糖重量の時刻別の平均。統計的解析については、表 3-9 参照。

木別にみると、網かけ区の花蜜量が多い木と訪花区の花蜜量が多い木は一致せず、むしろ、逆の傾向がある（図3-23）。木別の糖重量は上記の分散分析では網かけ区でのみ有意に異なり、訪花区では有意な分散を残さないが（表3-9）、木別の平均値の傾向としては、網かけ区の平均糖重量の多い木ほど、訪花区の平均糖重量は少ない（図3-24）。

全データを日齢別に平均すると、網かけ区の花あたり花蜜量は開花後3日目まではほぼ直線的に（約 $0.3\mu l$ /日）増加し、開花後3～5日は花蜜量の増減はほとんどなく（約 $1\mu l$ ）、その後直線的に（約 $0.3\mu l$ /日）減少して、8日目で花蜜がなくなった（図3-25）。なお、花蜜の平均糖度は網かけ区でも訪花区で、開花後の経過日数によらず約50%であったので糖重量の変化も基本的には同じパターンを示した。（図3-26）。

花蜜量の日周変化をみると、7時以前には、網かけ区、訪花区ともに平均 $1\mu l$ の花蜜があり、それ以後、訪花区は $0.1\sim 0.2\mu l$ に低下し、網かけ区でも、10時～16時の間は1花あたりの平均花蜜量は $0.5\mu l$ 程度に低下した（図3-27）。昼間のほうが糖度が高いため（朝夕約35%、昼間約60%）、糖重量でみると網かけ区は時刻によらず、1花あたりの平均約 $0.5mg$ の糖があり、訪花区では7時以前には平均 $0.6mg$ で、それ以後平均約 $0.1mg$ となった（図3-28）。

・訪花昆虫

1986年から1989年の4年間にトチノキ上で採集した訪花昆虫の総個体数は564個体で、膜翅目382個体、鞘翅目107個体、双翅目53個体、鱗翅目18個体からなっていた（表3-10）。とりわけ、多いのは、セイヨウミツバチ（*Apis mellifera*、98個体）、クロツヤハナバチ（*Ceratina megastigmata*、49個体）、オオマルハナバチ（*Bombus hypocrita*、37個体）、コマルハナバチ（*B. ardens*、44個体）、ミヤママルハナバチ（*B. ardens*、32個体）などのハナバチ類とクビナガムシ（*Cephaloon pallensa*、59個体）であった。種ごとの個体数は少ないもののコハナバチ類、ヒメハナバチ類、

表3-10. トチノキで1986年～1989年に採集した564個体の訪花昆虫のうちわけ。[]は採集個体数。種名不明の種の内、sp.番号は、2章と共通で、sp.?アルファベットは2章の調査では採集されなかった種。

半翅目 [3]

メクラガメ sp.3 Miridae sp.3 [1]
メクラガメ sp.7 Miridae sp.7 [2]

長翅目 [1]

長翅目 sp.2 Mecoptera sp.2 [1]

鱗翅目 [18]

アオスジアゲハ *Graphium sarpedon nipponum* [1]
ウスバシロチョウ *Parnassius glacialis* [12]
キンモンガ *Psychostrophia melanargia* [3]
クロスキバホウジャク *Hemaris affinis* [2]

双翅目 [53]

ケバエ sp.5 Bibionidae sp.5 [1]
ケバエ sp.6 Bibionidae sp.6 [1]
ケバエ sp.8 Bibionidae sp.8 [1]
オドリバエ sp.25 Empididae sp.25 [8]
セダカコガシラアブ *Philopota nigroaenea* [19]
ホソヒメヒラタアブ *Sphaerophoria macrogaster* [1]
セスジヒラタアブ *Melanostoma scalare* [2]
クロヒラタアブ *Pipiza inornata* [1]
アイノオビヒラタアブ *Epistorophe aino* [3]
ツマキモモブトハナアブ *Penthesilea apicalis* [3]
ナルミハナアブ *Narumyia narumyia* [1]
シマハナアブ *Eristalis cerealis* [3]
ハナアブ *Eristalomyia tenax* [1]
ハナアブ sp.8 Syrphidae sp.8 [1]
ハナアブ sp.?A Syrphidae sp.?A [1]
ハナアブ sp.?C Syrphidae sp.?C [1]
ハナアブ sp.?D Syrphidae sp.?D [1]
ハナアブ sp.?E Syrphidae sp.?E [2]
メバエ sp.1 Connopidae sp.1 [1]
ショウジョウバエ sp.7 Drosophilidae sp.7 [1]
ハナバエ sp.31 Anthomyiidae sp.31 [1]

鞘翅目 [107]

ホソアトキリゴミムシ *Dromius prolixus* [1]
コガシラツヤムネハネカクシ *Quedius parviceps* [3]
ハネカクシ sp. *Quedius* sp. [1]
ケブカクロコメツキ *Ampedus vestitdus* [2]
アオジョウカイ *Tremus cyanipennis* [4]
クビボソジョウカイ *Podabrus heydeni* [1]
ウスイロクビボソジョウカイ *Podabrus temporalis* [6]
アオハムシダマシ *Anthromacra viricliissima* [20]

表 3-10. (つづき)

ハナノミ	sp.8	<i>Mordellistena</i>	sp.8	[1]
クビナガムシ		<i>Cephaloon</i>	<i>pallensa</i>	[59]
モモブトカミキリ	モドキ	<i>Oedemeronia</i>	<i>lucidicollis</i>	[1]
ナガバヒメハナカミキリ		<i>Pidonia</i>	<i>signifera</i>	[1]
セスジヒメハナカミキリ		<i>Pidonia</i>	<i>amentata</i>	[1]
ヒメハナカミキリ		<i>Pidonia</i>	<i>mutata</i>	[1]
ナガバヒメハナカミキリ		<i>Pidonia</i>	<i>signifera</i>	[1]
キバネニセハムシ	ハナカミキリ	<i>Lemula</i>	<i>decipiens</i>	[1]
ピックニセハムシ	ハナカミキリ	<i>Lemula</i>	<i>rufithorax</i>	[1]
リングコフキゾウムシ		<i>Phyllobius</i>	<i>armatus</i>	[1]
ゾウムシ科	sp.5	<i>Curculionidae</i>	sp.5	[1]

膜翅目 [382]

ムネアカオオアリ		<i>Camponotus</i>	<i>obscripes</i>	[1]
Lasioglossum	(<i>Lasioglossum</i>)	<i>exiliceps</i>		[27]
ツマルツヤコハナバチ		<i>Lasioglossum</i>	(<i>Lasioglossum</i>) <i>proximatum</i>	[3]
Lasioglossum	(<i>Ctenonomia</i>)	sp.1		[2]
Lasioglossum	("Dialictus")	sp.2		[1]
ニジイロコハナバチ		<i>Lasioglossum</i>	(<i>Et.</i>) <i>apristum</i>	[23]
ニッポンコハナバチ		<i>Lasioglossum</i>	(<i>Et.</i>) <i>nipponense</i>	[1]
ツヤチビハナバチ		<i>Lasioglossum</i>	(<i>El.</i>) <i>transpositum</i>	[11]
ウヅキヒメハナバチ		<i>Andrena</i>	(<i>Andrena</i>) <i>benefica</i>	[2]
<i>Andrena</i>	(<i>Andrena</i>)	<i>brevihirtiscopa</i>		[2]
<i>Andrena</i>	(<i>Hoplandera</i>)	<i>akitsushimae</i>		[2]
<i>Andrena</i>	(<i>Hoplandera</i>)	<i>dentata</i>		[3]
<i>Andrena</i>	(<i>Simandrena</i>)	<i>yamato</i>		[10]
ヒラアシヒメハナバチ		<i>Andrena</i>	(<i>Simandrena</i>) <i>opacifovea opacifovea</i>	[1]
ホウナガヒメハナバチ		<i>Andrena</i>	(<i>Stenomelissa</i>) <i>halictoides</i>	[4]
マメコバチ		<i>Osmia</i>	<i>cornifrons</i>	[1]
クマバチ		<i>Xylocopa</i>	(<i>Alloxylocopa</i>) <i>appendiculata circumvolans</i>	[4]
クロツヤハナバチ		<i>Ceratina</i>	<i>megastigmata</i>	[49]
オオマルハナバチ		<i>Bombus</i>	(<i>Bombus</i>) <i>hypocrita hypocrita</i>	[37]
コマルハナバチ		<i>Bombus</i>	(<i>Pyrobombus</i>) <i>ardens</i>	[44]
ミヤママルハナバチ		<i>Bombus</i>	(<i>Thoracobombus</i>) <i>honshuensis</i>	[32]
トラマルハナバチ		<i>Bombus</i>	(<i>Diversobombus</i>) <i>diversus diversus</i>	[11]
ニホンミツバチ		<i>Apis</i>	<i>cerana japonica</i>	[13]
セイヨウミツバチ		<i>Apis</i>	<i>mellifera</i>	[98]

ハナカミキリ類、ハナアブ類も多種訪花した。鱗翅目ではウスバシロチョウが多かった (*Parnassius glacialis*、12個体)。また、トラマルハナバチ (*B. diversus*) も採集された (11個体)。アリは花粉をとりわずかに訪花するがスズメバチやハバチの訪花はなかった。

1987年の行動観察の結果、トチノキの花蜜を利用していたのは、ハナバチ類、チョウ類、ならびに一部の双翅目だけであって、鞘翅目や大部分の双翅目 (ハナアブを含む) はいずれも花粉のみを摂食していることが分かった。マルハナバチ類 (4種) やミツバチ類 (2種) も花粉を集めていたが、花では吸蜜に専念しており、花から離れた後、枝や葉の上にとまって訪花の際に体に付いた花粉を足の花粉カゴに集めていた。いずれの訪花昆虫も体に花粉を付けていたが、マルハナバチとミツバチ以外はほとんど雌しべにふれることがなかった。とりわけ、ハナアブなどの花粉食の小型昆虫は雄しべの先端にのみ食いつき、雌しべとの接触はなかった。マルハナバチは吸蜜の際、必ず腹部が雄しべに接触し、両性花に訪花した場合には花に入る際に雌しべにふれた。ミツバチは花に入る際に、雄しべ、雌しべにふれることもあったが、マルハナバチほど確実ではなかった。

吸蜜に訪花するハナバチ類の訪花パターンをよくみると、マルハナバチとミツバチは蜜標の赤くなった開花後4日以上経った花をさけて、日齢3日以内の花に集中的に訪花するのに対して、その他のハナバチはランダムに訪花しているように見えた。このことを確かめるために、マルハナバチ、ミツバチ、その他のハナバチについて、連続観察調査の間に訪花した花を蜜標の色別に数え、その時、開花していた花の蜜標の色別の数と比べた (表3-11)。マルハナバチやミツバチが完全に蜜標の赤い花をさけているわけではないが、ほぼ存在する花

表3-11. 訪花行動の連続観察調査の間に、マルハナバチ、ミツバチ、その他のハナバチについて、訪花した花を蜜標の色別に数え、その時、開花していた花の蜜標の色別の数と比べた結果。()内は比率になおした値。詳細本文。

	蜜標の色 (開花後日数)	
	黄 (1-3)	赤 (5-8)
ミツバチ	20 (87 %)	3 (13 %)
マルハナバチ	47 (89 %)	6 (11 %)
その他のハナバチ	166 (76 %)	52 (24 %)
調査時開花花数	149 (69 %)	67 (31 %)

の比率の通りに訪花するその他のハナバチに比べると、蜜標の黄色い花に訪花する傾向が高いようであった。花序内での花の位置はいずれの昆虫にとっても訪花行動にあまり関係がないようであった。

ハナバチ類の訪花頻度はそれぞれに異なる年次変動を示した。マルハナバチ、ミツバチ、その他のハナバチに分けて、採集時間1時間あたりの平均採集個体数を計算してみると、はじめの2年（1986, 1987）は、マルハナバチがもっとも多く、その他のハナバチ、ミツバチがそれに続くが、1989年には、その他のハナバチがもっとも多く、マルハナバチがもっとも少なかった（図3-29）。すなわち、1989年にはマルハナバチがそれ以前の年と比べてとりわけ少なかった。

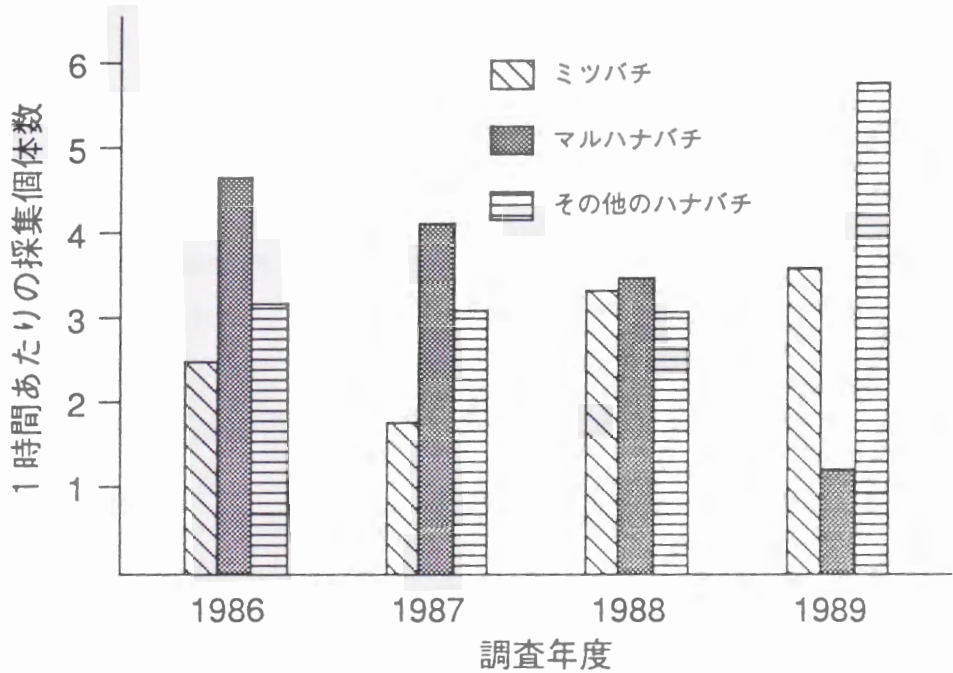


図3-29. トチノキに訪花したハナバチ類の構成の年次変化。ミツバチ、マルハナバチ、その他のハナバチについて各調査年度別に採集時間1時間当たりの平均採集個体数を計算した。

トチノキ上で採集した昆虫を分類群ごとに分けて訪花の日周パターンをみると（図3-30）、ミツバチ類とクマバチは昼下がり to 集中的に訪

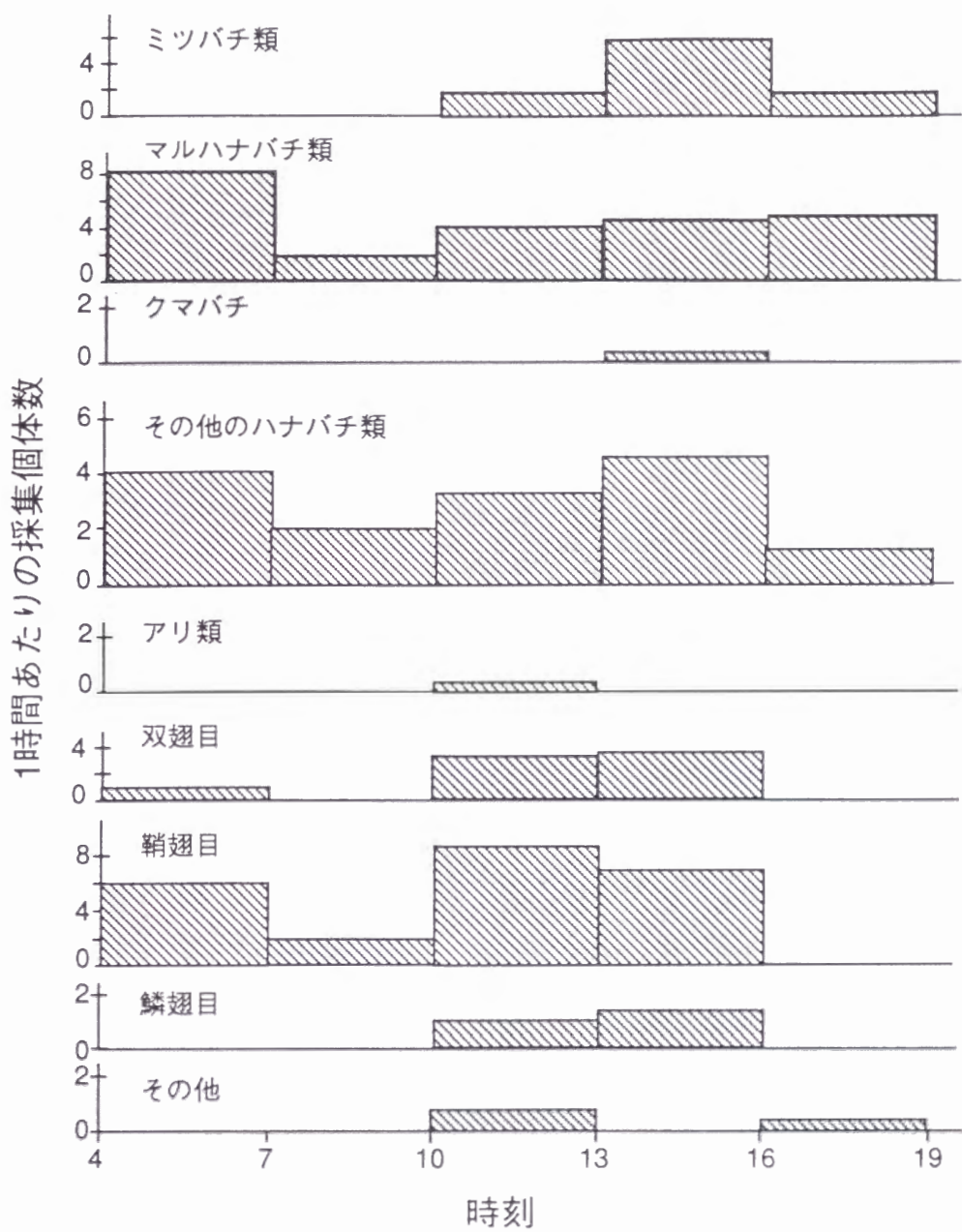


図3-30. トチノキで採集された訪花性昆虫の時間帯別の平均採集個体数。ミツバチ類は13～16時に多い。マルハナバチ類は4～7時に多いが、昼間もかなり採集できた。

花し、10時以前には採集されなかった。マルハナバチ類は7時以前に多く（4個体/回）訪花した。それ以外のハナバチは採集個体数が少ないのですべてまとめてあつかったため、日周性はよく分からない。平均値だけを見ると、7時以前と13時－16時までの2回に多く（2個体/回）なっていた。ウスバシロチョウは10時－16時の間にのみ採集された。他の食花粉性昆虫についての日周性はよく分からなかった。

マルハナバチ類の訪花日周性は、すべての木についての平均でみると、朝にピークがあつて（4個体/回）、その後、やや少なくなるものの（1－2個体/回）だらだら訪花しているように見える。これだけを見ると昼下がりには訪花する他のハナバチとの競争はないように見える。しかしながら、木ごとにマルハナバチ類とミツバチ類の訪花日周性をみると、様子が違っていた。とりわけ、マルハナバチの少なかった1989年を除き、ミツバチの訪花のみられなかったNo. 1やNo. 2（以下、*Bombus* Typeとして、「B型の木」と呼ぶ）では、9時-16時の間、マルハナバチがだらだらと訪花し、ミツバチの多く採れたNo. 3やNo. 4（*Apis* Type、A型の木）では、マルハナバチが早朝と夕方に集中的に訪花していた（図3－31）。マルハナバチの少なかった1989年には、過去3年間ミツバチの訪花のみられなかったB型の木にも少数ながら、ミツバチが訪花した（図3－32）。

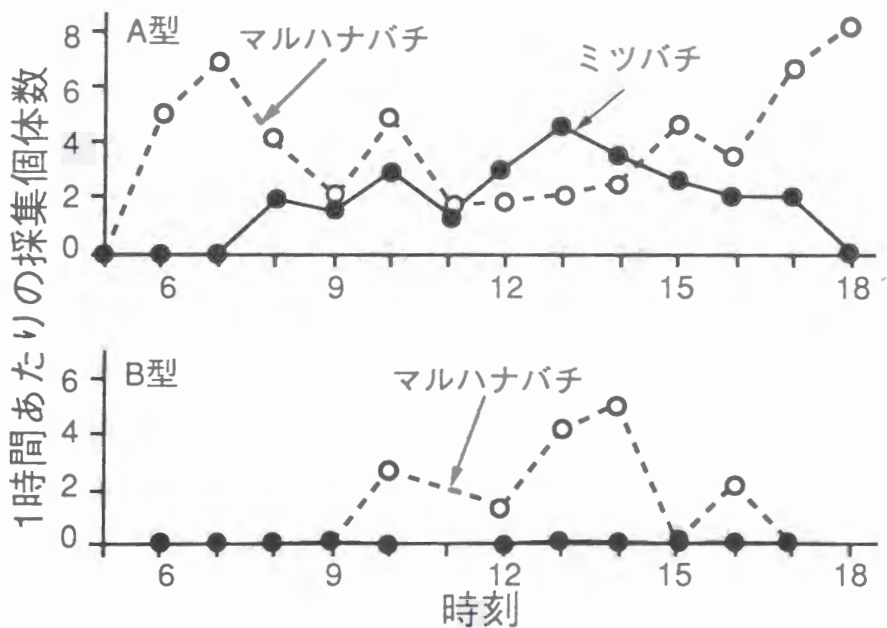


図3-31. トチノキへのミツバチ(実線)とマルハナバチ(破線)の訪花パターン(1986~1988年の平均)。早朝と夕方に多くのマルハナバチが訪花し、昼に多くのミツバチが訪花するA型の木(No. 3, 4の木)とマルハナバチが昼に多く訪花するB型の木があった(No. 1, 2)。詳細本文。

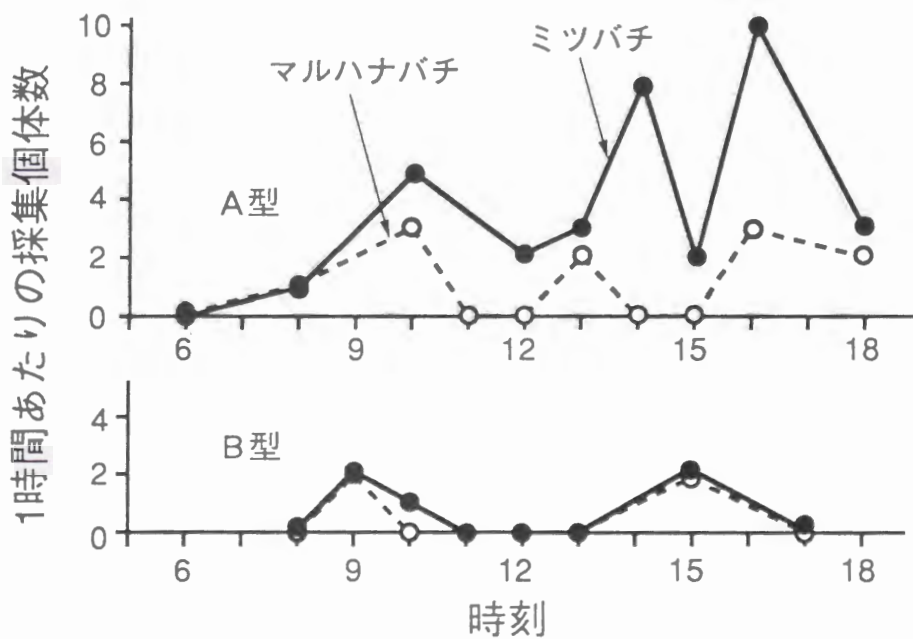


図3-32. マルハナバチの少なかった1989年におけるトチノキへのミツバチ(実線)とマルハナバチ(破線)の訪花パターン。過去3年間ミツバチの訪花のみられなかったB型の木にも少数ながら、ミツバチが訪花した。詳細本文。

(4) 考察

・花蜜の分泌様式と開花戦略

トチノキは芦生で確認した虫媒花の中で、ただ1種の両性雄性同株植物である。通常、ひとつの花序の雄性花は百を越えるが、両性花は平均5個で、観察された範囲では最大22個であった。このように多数の雄性花を付けるのは送粉者を誘引するためには多くの花を必要とするが、ひとつの花序にあまり多くの実をつけると支えきれないために、両性花を増やすことが適応的でないためではないだろうか。トチノキの実はきわめて大きく、ひとつの花序で安全に支えられるのは数個が限度である。トチノキの平均結実率は、通常、10%程度であったから、花序内の百を越える花がすべて両性花であった場合、平均して10を越える実が実ってしまう。一方、現実にはこれほど多くの実が受精した花序は、実が十分に成熟する前に、花序ごと脱落してしまうことが多い。なお、分散分析の結果から、花蜜分泌に花の性による違いがないと考えられるので、以下、花蜜分泌に関する考察では両性花と雄性花を区別しない。

網かけ区での結実率は、他の木の花粉を付けた場合には14%と自然状態の平均値より高く、同じ木の花粉を付けた場合にはゼロであった。この結果は、トチノキが生理的な自家不和合性をもち、結実率は送粉に制限されていることを示唆している。ただし、木あたり結実数の総数は、両性花の数の影響が大きいので、必ずしも、送粉効率によって決まっているわけではない。花序あたりの両性花数は、平均5個だが0~22個とかなりのばらつきをもつ。また、他の木の花粉で人工授粉しても、14%しか結実しなかったという見方もできる。すなわち、送粉によって結実が制限されているが、人工的に受粉しても100%結実させるのは困難であると考えられる。

トチノキの訪花区での調査年度別に平均した花蜜量や糖重量は調査年度によらなかったもので、花蜜の生産量は年によらないと考えられる。それにも、かかわらず、1988年と1989年にその前の2年よりも訪花区の花蜜量

や糖重量が多いことから、この2年の花蜜消費量は、前の2年よりも少ないと考えられる。花蜜消費量の少なかった後半の2年には結実率が下がっていることを再度注意しておく。これは、送粉者の訪花がこの2年に少なく、花蜜消費量が少ないことを示唆している。なお、1988年と1989年では木によって、結実率の下がり方に違いがあった。この理由については訪花昆虫群集の年変動を考察する際に再検討する。

木ごとに見ると（図3-23、24）、花蜜の生産性には明らかに違いがあるようである。消費がおこった場合には、平均的な傾向としては生産性の高い木ほど（網かけ区の糖重量の多い木ほど）、糖重量が多くなる傾向があるが（訪花区）、この傾向は分散分析の結果からは誤差の範囲を出ているとはいえない。なお、「結果」の項（3-4（3））の最後でA型と呼んだミツバチが多い木の方が、花蜜の生産性が高い傾向にある。

トチノキは花の日齢（開花後経過日数）によって、形態が顕著に変わる（図3-19）。これと対応するかのように、花の日齢にともなって、網かけ区の花蜜量は特徴的な変化を示した（糖重量もほぼ同じパターンを示した、図3-20）。開花後3日目までの花の蜜量はほぼ単調に増加した。この間、ほぼ同じペースで蜜が分泌されたものと考えられる。その後、開花後4、5日目までは蜜量に変化しなかったので、分泌も再吸収もなかったと考えられる。6日目以後の蜜の減少は再吸収によるものと考えられる。訪花区では、網かけ区で花蜜量がプラトー状態になる3日目でも $0.1\mu\text{l}$ 程度の平均蜜量しかなかった。網かけ区と同様に3日目以後蜜の分泌がなかったとすると、開花後4日目以後の花には、消費できる蜜が存在しないことになる。平均値だけをみると3日目の蜜が4日目よりも少ないが、その差は有意なものではない（図3-25）。4日目以後は蜜の分泌もないかわりに消費もほとんどなく、開花後3日目までに消費されなかった蜜はそのまま花が終わるまで花の中に残っており、最後に植物に吸収されることが考えられる。

ヤブガラシでみられたように、消費による花蜜分泌速度の変化がない

とは言えない。トチノキでは、反復採蜜ができないため、消費に対する反応を直接的に調べることは困難である。消費よって分泌速度が上がるとすると、訪花区の花は網かけ区の花よりも多く花蜜分泌していることになる。しかし、網かけ区では花蜜を分泌しない4日目以後の花が訪花区では花蜜を分泌するというのは考えにくい。

開花後4日目以後の花は蜜標の色も変色し、花粉も生産していなかった。両性花のめしべが性的に活性な時期は不明であるが、おしべについてみるかぎり、個々の花にとって4日目以降に訪花されても自分の花粉を運んでもらう効果はない。このことから、4日目以後の花は花蜜を生産せず、消費もほとんどおこっていないとする上記の考えは妥当と考えられる。蜜標の色は、しばしば、花の日齢とともに変化し、訪花性昆虫に対して、花の日齢や蜜の存在を知らせる鍵となる(Kevan & Baker, 1983)。蜜標が赤に変わる日齢と網かけ区において、蜜を分泌しなくなる日齢は、ともに、開花後4日目であった。このことから、訪花区でも、4日目以後は蜜を分泌しないと考えるほうが自然であろう。トチノキと同属のマロニエ *Aesculus hippocastanum*でも蜜標がオレンジ色から赤に変色し、蜜標が赤くなった花は花蜜分泌をせず送粉者に無視されることが知られている(Kugler, 1936)。

では、花蜜を分泌もせず、送粉者にも無視される花をなにゆえ、開花後8日目までつけておくのであろうか。この疑問に対しては、訪花昆虫の訪花パターンを送粉者を区別して見ると、ひとつの解答がえられる。これについては、訪花昆虫についての考察をした後で述べる。

時刻別に平均した結果(図3-27)から花蜜量の日周変化をみると、昼間に網かけ区でも花蜜量が減るようであるが、糖重量で見ると平均値は下がるものの、分散分析の結果からは網かけ区では有意な日周変化はないと考えられる。すなわち、トチノキには花蜜の分泌にも開花開始時刻にも、はっきりした日周性はなく、どの時刻にも同じように開花しはじめ、その後、時刻に関係なく花蜜分泌すると考えられる。そのため、時刻別に平均

をとると糖重量はどの時刻でもほぼ同じとなるが、蒸散量の多い昼間には蒸散によって蜜が濃縮されるため平均花蜜量が減ると考えられる。訪花区の花蜜量、糖重量ともに、6時以前の早朝には網かけ区のそれと有意差がないが（ $1\mu\text{l}$ 、 0.5mg ）それ以後消費によって急に減少した（ $0.2\mu\text{l}$ 、 0.1mg ）（図3-27、28）。夜間（19時～4時）は測定していないが、おそらく、夜間には消費がなく、この間も昼間と同じように分泌されるため、早朝には網かけ区と同じぐらいの花蜜がたまっているものと考えられる。訪花区でも網かけ区と同じ分泌速度で花蜜が分泌されていると仮定すると、 $1\mu\text{l}$ の蜜がたまるには開花後2～3日かかってしまう。夜間に咲き始める花もあるから、とても夜間だけでは $1\mu\text{l}$ もの平均蜜量にはならないはずである。したがって、「訪花区でも網かけ区と同じ分泌速度で花蜜が分泌されている」という仮定は間違っており、現実には訪花区の花のほうが網かけ区の花よりも多くの花蜜を吸蜜に反応して分泌しているものと考えられる。また、20時にはほとんどの訪花区の花に花蜜が残っていない。これは、花蜜消費の激しさを示唆し、同時に花蜜をめぐる競争が起こりやすい状況であることを示唆している。

・訪花昆虫群集の構成

トチノキには食花粉性昆虫も多く訪花するが、吸蜜性昆虫ギルドの利用様式やギルド内競争とその送粉生態学的意義についてのみ今回は考察することにする。トチノキを訪れる吸蜜性昆虫のうち、採集個体数の多いのはミツバチ類とマルハナバチ類であって、それ以外にクマバチやその他の小型のハナバチ、そしてウスバシロチョウが訪れる。ここでは、採集数の多いミツバチ類とマルハナバチ類の訪花のしかたを中心に考える。

すべての木の平均でみるとミツバチは昼過ぎ（13時～16時）の高温時に訪花が集中するのに対して、マルハナバチは4時～7時のミツバチの来ない早朝に訪花のピークがあった（図3-30）。前節でのべたように、ト

チノキの花蜜は夜間も分泌され、早朝には花あたり平均 $1\ \mu\text{l}$ と非常に多くの蜜がある。マルハナバチ類は高度な体温調節機能を用いて、早朝や夕方
の低温時に体温を上げて飛行することによって、他種との競争を避けて
採餌するといわれている(Heinrich, 1972, 1976)。トチノキの花蜜を得る際
にも、マルハナバチ類のこの能力は有効に利用されていると考えられる。

全体の平均だけをみていると、マルハナバチ類もかなりだらだら昼間
にも採れているように見えるが、木ごとにみると、ミツバチの多いA型の
木ではミツバチ類の訪花が増すとともにマルハナバチ類の訪花は減少する
(図3-31)。全体の平均でみると、昼間もマルハナバチ類がだらだら
と訪花しているように見えるのは、ミツバチ類の訪花しないトチノキもあ
り(B型の木)、それにはマルハナバチは早朝よりはむしろ昼間に多く訪
花するためである(図3-31)。

この訪花日周性の違いは、A型の木の花蜜分泌量が多く、花蜜生産性
が高いことから、花蜜をめぐる競争を仮定した4章のモデルでうまく説明
できる。なお、マルハナバチの少ない年(1989)には、B型の木にもミツ
バチが訪花し、A型の木でのミツバチの活動時間帯が広がったので、こ
うしたパターンはミツバチ類とマルハナバチ類の競争の結果である可能性
が高い。また、この年には、訪花区の花蜜量が多かったことから、資源を
めぐる競争が、ミツバチとマルハナバチの訪花のパターンを作り出してい
る可能性が高い。さらに、ミツバチ類の大部分は導入種のセイヨウミツバ
チであった。マルハナバチとこのセイヨウミツバチの関係は共進化的な背
景をもったすみわけ現象ではなく、単純な競争の結果と考えるほうが妥当
であろう。

トチノキの結実率は、すでに考察したとおり、送粉によって制限され
ていると考えられる。したがって、トチノキの結実率の年次変化と訪花昆
虫群集の年次変化を比べることで、有効な送粉者を区別することができる。
トチノキの結実率は1988年と1989年に低かった。また、すでに述べたよう
にこの2年には花蜜消費量が少ないと考えられる。このうち1988年は開花

期間中の晴天日数が少なかったため、すべての昆虫の訪花が少なく、送粉がうまくいかなかったと考えられる（図3-20）。この年に花蜜消費が少ないのも同様の理由と考えられる。1989年はマルハナバチが極端に少なく、ミツバチやその他のハナバチ、晴天日数は多い。この年に結実率が少なく、花蜜消費も少ないことは、マルハナバチが有効な送粉者であり、かつ、トチノキの花蜜の多くを利用していることを示唆している。

興味深いことに、天気の悪かった1988年にはA型の木の結実率低下が比較的、軽度で、マルハナバチの少なかった1989年にはA型の木の結実率低下が著しい。花蜜生産性の違うA型の木とB型の木は、普段の年には結実にあまり差がないが、天候の悪い年には生産性の高い方が有利である。主たる送粉者はマルハナバチではあるが、天候が悪く、全体的な訪花頻度の低いときにはミツバチなどもある程度は送粉に寄与するためにミツバチの多いA型の木の方が結実率が高くなると思われる。こうした天候の悪い年の結実率の差が花蜜生産性を上げるコストとバランスして、花蜜生産性の異なる木があると1989年の調査以前は考えてきた。しかし、マルハナバチが少ない年には、ミツバチの存在下では、マルハナバチが多数のミツバチによって競争的に排除されてしまうA型の木では、高い花蜜生産性にもかかわらず、結実率はかえって低くなってしまい、一方的に不利である。したがって、花蜜の生産性が遺伝的に決まっているとすると花蜜生産性の多型が維持される機構はよく分からなくなった。あるいは、花蜜生産性の違いは、その木の生えている環境の違いによっているのかもしれない。

マルハナバチが有効な送粉者であることを認めるならば、4日目以降の花蜜を出さない花が8日も咲く理由は、マルハナバチと他のハナバチの花の日齢の区別能力の違いから、植物にとっての適応的形質として理解できる。訪花行動の観察の結果、マルハナバチとミツバチは花の日齢を区別して開花後3日目までの、すなわち、花蜜を生産している花を集中的に訪花しているが、その他のハナバチはランダムに訪花していることが分かっている（表3-11）。花蜜を出さない花が、送粉に寄与しない小型のハ

ナバチ（すでに、結果で述べたように雌しべにふれない）などの採餌効率を落とし、相対的に送粉者であるマルハナバチが花蜜をめぐる競争で有利になるようになっていれば、植物にとって適応的である。この点については競争に関する数理モデルを作成した後に再考する。

・ミヤママルハナバチ媒介植物ギルド再考

トチノキは2章の解析で種としては、ミヤママルハナバチ媒介植物のクラスターに入った。トチノキ科はマルハナバチ亜科に媒介される植物にクラスター分けされながらも、ミヤママルハナバチも、トラマルハナバチも少ない、クラスターに入った。これは、トチノキ科は、ミヤママルハナバチやトラマルハナバチ以外のマルハナバチに媒介されているか、複数のマルハナバチに媒介されていることを意味する。すでに、述べたように、トチノキ科にはトチノキ1種であるから種レベルと科レベルで結論が違うのは奇妙な結果であり、2章のような地上を歩きながらの全地域的調査では、トチノキのような高木での訪花昆虫の採集効率が悪く、採集数がどうしても少なくなるためのエラーである。

では、種レベルと科レベルのどちらの結果がより現実に近いのであろうか。この章（3-4）での結果を見れば、科レベルの結果の方が適切であり、トチノキはミヤママルハナバチに特殊化しているというよりは、マルハナバチ亜科全体を送粉者としているようである。このことは、2章でミヤママルハナバチ媒介植物のクラスターに入った他の植物にも複数種のマルハナバチを送粉者としている植物がありうることを示唆する。無論、ミヤママルハナバチ1種に特殊化した植物の存在を否定する要因は何もない。

トチノキには多種のマルハナバチが訪花し、いずれも送粉に寄与しているようであるが、マルハナバチ間にまったく競争が無いわけではない。個体数で見ると、比較的、トラマルハナバチが少ない。また、トチノキ上で採集されるミヤママルハナバチやコマルハナバチの口吻長がその季節の

それぞれの個体群の平均的な長さなのに対して、トチノキ上で採集されるトラマルハナバチの口吻長はその季節の個体群の平均的な長さに比べて短いことが知られている (Inoue & Kato, 1992; 井上, 1993)。こうしたことまで考えると、あるいは、これがミヤママルハナバチ媒介植物ギルドの本質なのかもしれない。すなわち、中舌長が中間的なミヤママルハナバチなどに送粉される植物は中舌がもっとも長いトラマルハナバチにも利用されるが、その訪花数が少なく、逆に、トラマルハナバチに送粉される植物は原則としてミヤママルハナバチに利用されない。この結果、トラマルハナバチ媒介植物とその他のマルハナバチ媒介＝ミヤママルハナバチ媒介植物という送粉者をめぐる植物ギルドが形成されている可能性が高い。

3-5. 複数種が送粉するヒラドツツジ

(1) はじめに

ヒラドツツジ (*Rhododendron mucronatum*) はツツジ科 (Ericaceae) の園芸植物であり、オオムラサキ (*R. oomurasaki*) の枝変わりおよびそれと同属のいくつかのツツジが交雑されてつくられたとされている (塚本, 1967)。関西以西で普通に栽培されてる代表的な春の花木のひとつである。

ヒラドツツジの花は他の多くのツツジ属の花と同様に漏斗状であり、花蜜は外からは見えない (図3-33)。しかしながら、大型の花 (直径約4 cm) であるため、キャピラリーで容易に花蜜を採集できる。花蜜のありかは蜜標によって示されている。



図3-33. ヒラドツツジの花に蜜標に沿ってキャピラリーを挿入して、花蜜を採っているところ。他の種の花の花蜜測定にも同様のキャピラリーを用いた。

ヒラドツツジの原種にあたるオオムラサキの主な送粉者はチョウであるが、町中で栽培される場合にはミツバチやマルハナバチが多く訪花し、こうしたハナバチ類も花粉を媒介すると言われている (田中, 1974)。ヒ

ラドツツジにおいても、多種のハナバチ類やアゲハチョウ類が送粉に関与しているものと思われる。本種は、前節までで、述べてきた植物のように、特定の種類の訪花者にのみ送粉されるのではなく、多種の昆虫によって送粉されるものと考えられる。

（２）方法

・花の生活史

ヒラドツツジ (*Rhododendron mucronatum*) の調査は京都大学農学部の方まわりの植え込みにおいて、1985年から1987年の3年間おこなった。1985年には農学部西側の4本を調査対象とし、1986年と1987年は農学部西側の8本と北東の角にある4本を調査対象とした。いずれも樹高1 m程度で、直径2 mぐらいの広がりをもつ木であった。

ヤブガラシの場合（３－２）と同様に、針金で支えたテトロンゴースの網で覆った網かけ区と、自由に訪花を許す訪花区を設定した。ヒラドツツジの場合2～4花がひとかたまりの花序となるので、それをひとまとめにしてテープでマークをつけ、花序内の花の区別は簡単なスケッチをとることによっておこなった。

1985年に網かけ区10花序、訪花区6花序を設け、そのつぼみから結実までを観察した。開花前後は週1回、開花期間中は、毎日、写真撮影をおこなった。その写真を解析することにより開花時期、開花後の形態変化、結実数を調べた。

・花蜜量

花蜜量の測定は、1986年4月25日18時～4月26日18時、同年5月7日20時～5月8日18時、1987年5月4日13時～5月5日13時の3回おこなった。それぞれの測定に用いた花序数は網かけ区12花序、訪花区30花序であった（表3－12）。測定時に花の形態を記録し、開花後の形態変化を利用して開花後の経過日数（日齢）を推定した。

表 3 - 1 2 . 調査花序数

調査日	訪花区花序数	アミカケ区花序数
1986年4月25日-26日	11	5
5月7日-8日	7	3
1987年5月4日-5日	12	4
合計	30	12

ヤブガラシの場合と違って、花蜜量を目測できないので、花蜜の定量は小型の定量用キャピラリー（Microcap）によって花から花蜜を完全に吸い取ることによってのみおこなった。同じ日時に、同程度の日齢の花から得た花蜜の総量が1 μ lを越えた場合には糖度計（アタブ500）を用いて糖度を測定した。オオムラサキの花蜜に含まれる糖の主体は蔗糖であるが、少量のブドウ糖も含まれている（清水ら, 1975a,b）。このことから、ヒラドツツジの花蜜にもブドウ糖が含まれている可能性があるが、糖重量の推定に際しては、前章までと同様に純粋な蔗糖溶液であると仮定した。なお、花蜜の測定は、日中は2時間おきに、夜間は、3～4時間おきにおこなった。

・訪花昆虫

訪花の日周パターンを知るためヒラドツツジを訪花する昆虫を、花蜜の調査をおこなった木とは別の木で、1986年4月29日21時～4月30日18時、同年5月7日20時～5月8日16時、1987年5月4日13時～5月5日13時の計3回、それぞれ、日中は2時間おき、夜間は3～4時間おきに、10分間ずつ、採集した。これとは別に、ヒラドツツジを訪花している昆虫の種類

をできるだけ多く知るために、1985年から1987年の3年間、花の咲いている間、晴天の日を適当に選び、ヒラドツツジを訪花する昆虫を採集した。

1987年5月4日13時～5月5日13時の調査ではルーペを用いて採集した虫の体に花粉がついていないかどうかを調べた。

(3) 結果
・花の生活史

ヒラドツツジの花は、網かけ区の10花序は4月29日から5月7日にかけて開花し、訪花区の6花序は4月29日から5月4日にかけて開花した(図3-34)。調査地全体では、4月下旬から5月中旬までの1ヶ月たらずの開花期であった。

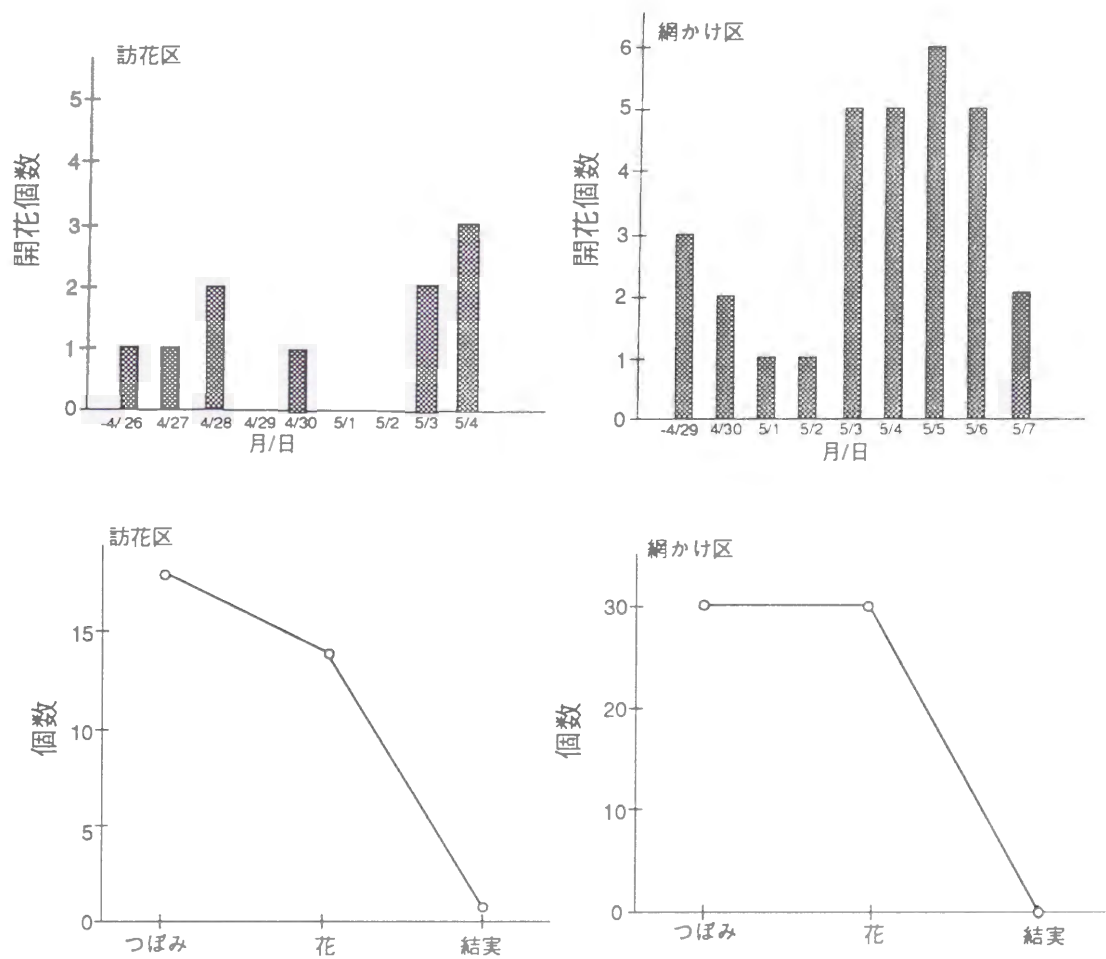


図3-34. 網かけ区10花序(右)と訪花区6花序(左)の月日別開花数(上)とつぼみから結実までの数の変化。

花序ごとの平均つぼみ数は3個であった（表3-13）。訪花区では6花序18花のうち14花が開花し、1個が結実した。網かけ区では10花序30花がすべて開花したが、結実したものはなかった（図3-34）。また、無マークの訪花を許した82花序で結実数を調べたところ14花序に結実がみられ、総結実数は23個であった。花序あたり平均結実数は0.28個であった（表3-14）。平均つぼみ数が3個であるから、平均結実率は9%であった。

開花後の経過日数によって花の形態は規則的に変化した。開花当日はめしべが下方にあり、おしべが中央にあった。その後めしべは徐々に上にあがってきた。開花後2日目まではおしべは花粉を生産しており、めしべはおしべより下方にあった。3日目には花粉生産は終わり、おしべとめしべがほぼ同じ高さになった。その後おしべは下にさがり、めしべはさらに上にあがった（図3-35）。ひとつの花の開花期間は6～8日であった。

しかし、時間単位で開花後の経過時間が分かるほどの形態の変化はみられなかった。したがって、開花時刻を厳密に推定することはできなかったが、特定の時刻にだけ集中開花することはなかった。

表3-13. 花序ごとのつぼみ数の分布。

つぼみ数	アミカケ区花序数	訪花区花序数
2	1	0
3	8	6
4	1	0
合計	10	6

表3-14. 花序ごとの結実数の分布。 花序あたり平均結実数は0.28個、S.E.=0.076。

結実数／花序数	花序数	総結実
0	68	0
1	7	7
2	5	10
3	2	6
合計	82	23

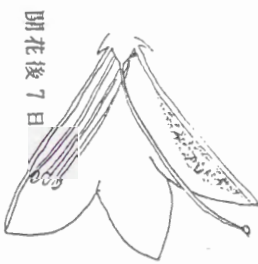
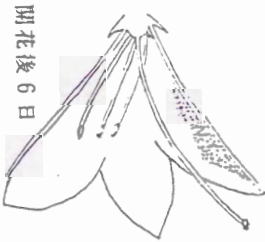
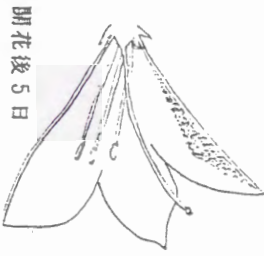
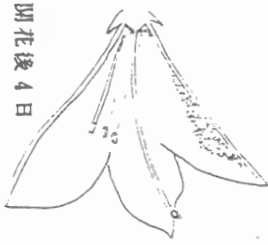
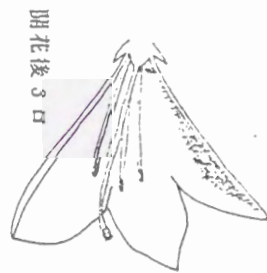
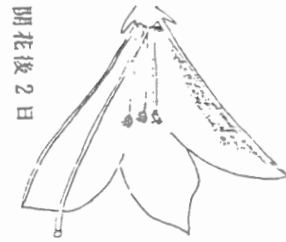
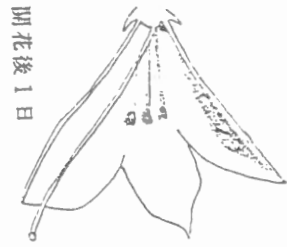


図 3—35. ヒラドツツジの花の開花後の形態変化。

・花蜜量

網かけ区の個々の花の花蜜量は、1日以上網かけしたまま消費のない花では1 μ l程度であったが、キャピラリーによる採蜜後3～4時間で2 μ l近くに増加した。すなわち、消費のないまま長時間おいた花よりも消費後3～4時間の花のほうが花蜜量が多かった。この傾向は糖重量でも同様であった（代表的なものを図3-36に示した）。

このように採蜜に反応して著しく分泌率の増す花では、すべてのデータをプールして平均花蜜量を求めることには問題があるが、とりあえず他との比較のために、採蜜のしかたを無視して単純に平均することで日齢変化と日周変化を年次別にみてみた。日齢にともなう平均花蜜量の変化はいずれの年次においても、開花後1～6日の花についてはほとんどみられなかった。この間の平均花蜜量の変化は標準誤差の範囲内であった（図3-37）。網かけ区と訪花区の花蜜量の差も標準誤差の範囲内であった。日周変化をみると、1986年の網かけ区では昼間に花蜜量が増加し、かつ、同年の訪花区では昼間に花蜜量が減少した。しかし、1987年にはそのような傾向は認められなかった（図3-38）。

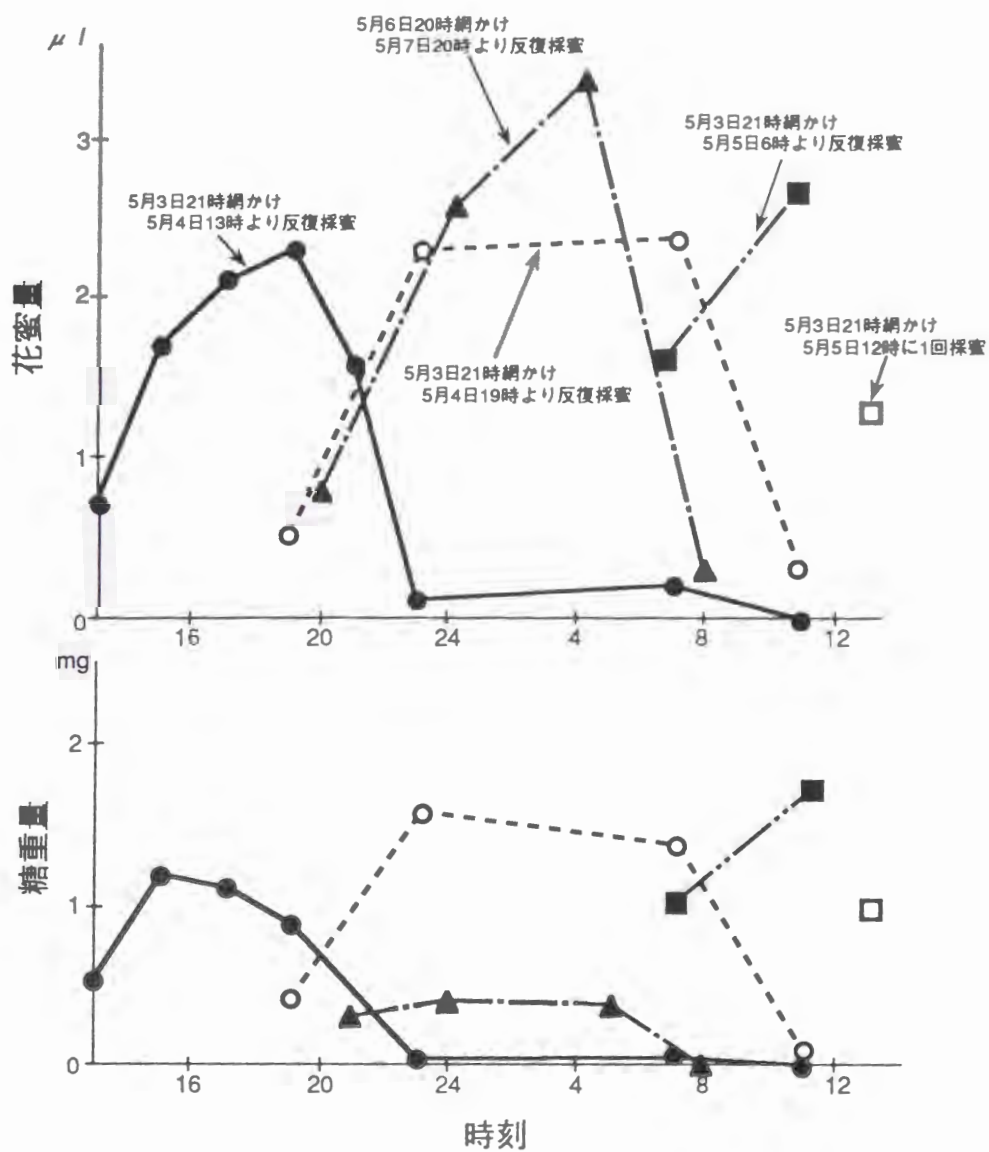


図3-36. 個々の花の網かけ区における反復採蜜時の花蜜量と糖重量の変化。採蜜により花蜜が除去されると、花蜜分泌が活発になる。

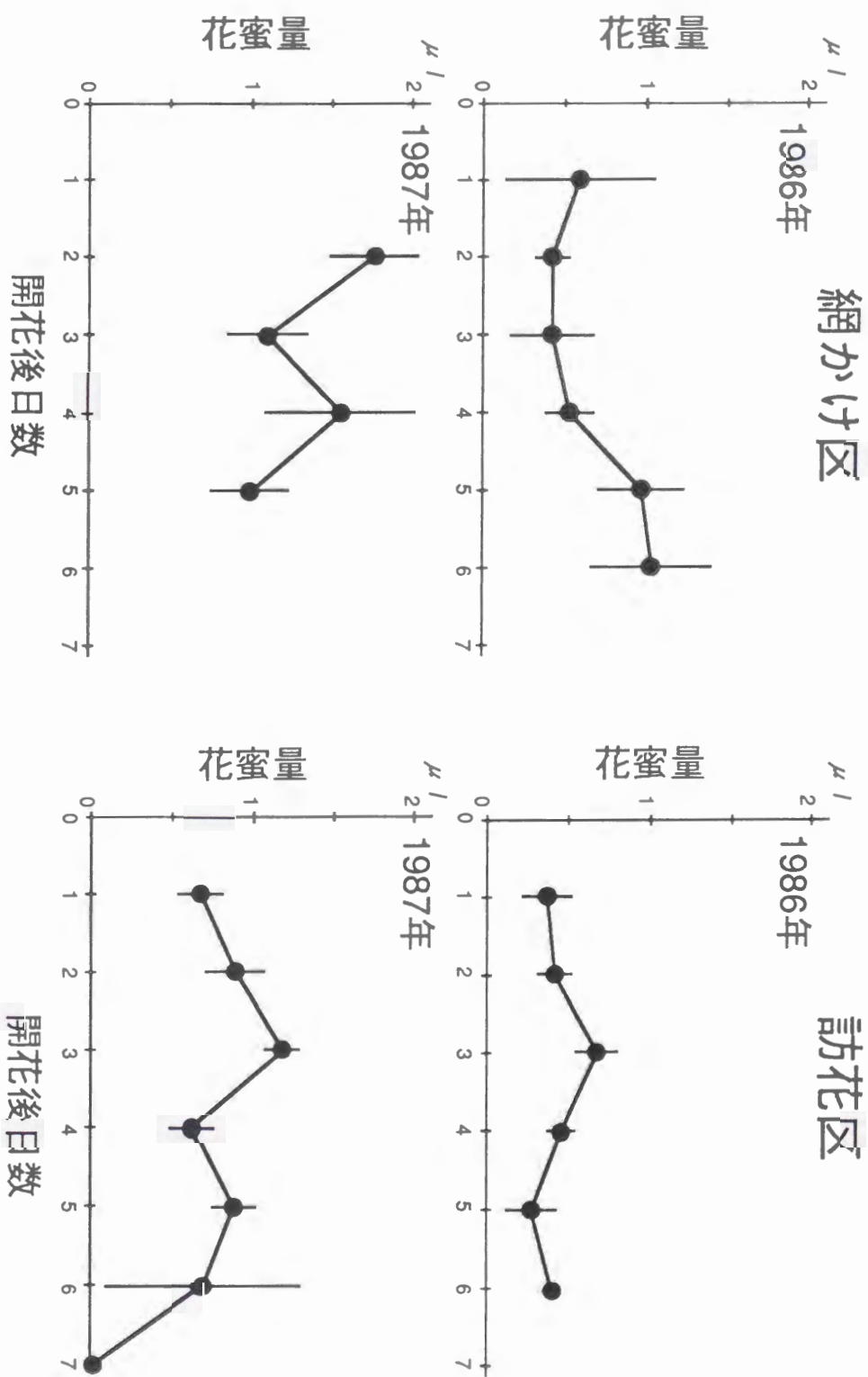


図3-37. ヒラドツツジの花蜜量の開花後の変化。1986年(上)と1987年(下)ごとの網かけ区(左)と訪花区(右)での花蜜量を平均した。縦線は標準誤差を示す。

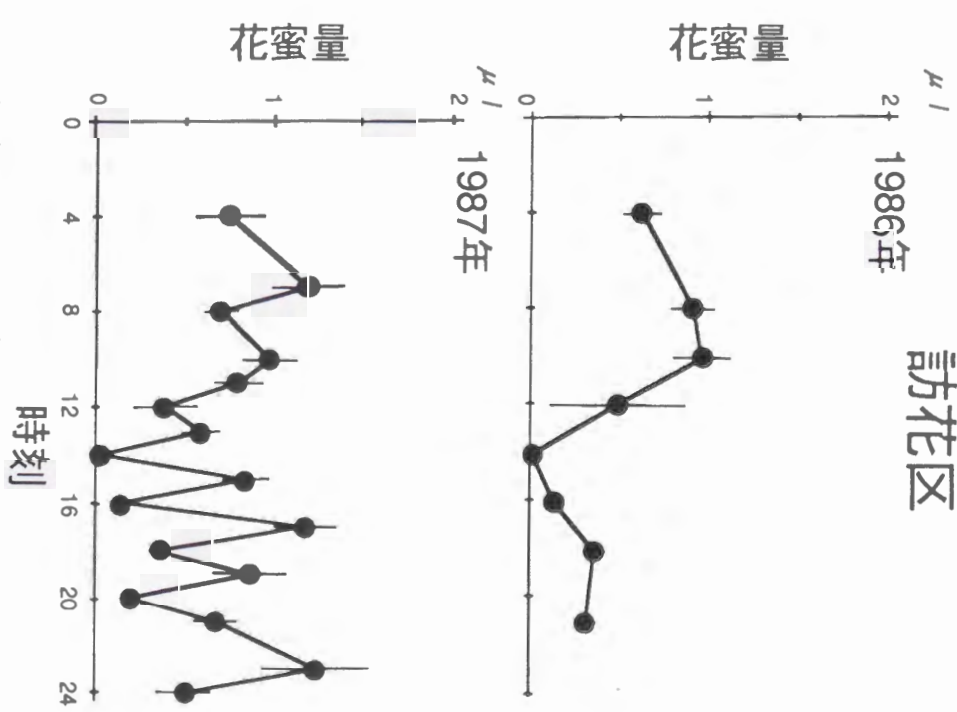
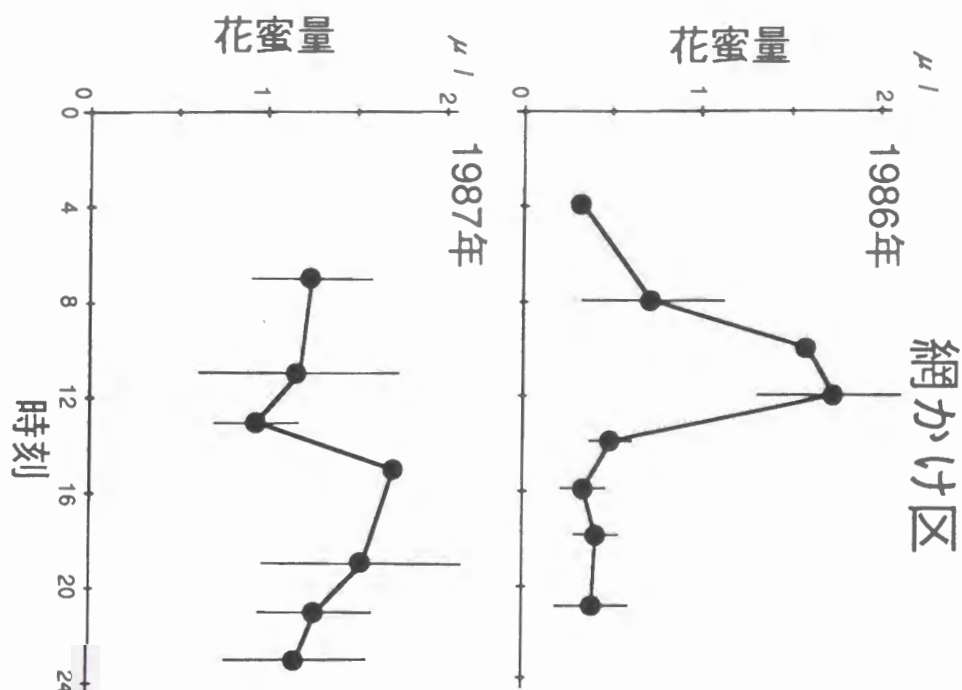


図3-38. ヒラドツツジの花蜜量の日周変化。1986年(上)と1987年(下)ごとの網かけ区(左)と訪花区(右)での時刻別に平均した花蜜量を示す。縦線は標準誤差を示す。

・訪花昆虫

ヒラドツツジ上で採集された訪花性昆虫は105個体であり、そのうち99個体は種まで同定できた（表3-15）。このうち、96個体は膜翅目で94個体がハナバチであった。ハナバチの中でも特にニッポンヒゲナガハナバチ *Tetralonia nipponica*、ミツバチ類 (*Apis*)、マルハナバチ類 (*Bombus*) が多かった。

表3-15. ヒラドツツジ上で採集された105個体の訪花性昆虫。[]内は採集個体数。

鱗翅目	Lepidoptera [2]
アゲハ	<i>Papilio xuthus</i> [2]
鞘翅目	Coleoptera [1]
コアオハナムグリ	<i>Oxycetonia jucunda</i> [1]
膜翅目	Hymenoptera [96]
・ハバチ	
ルリチュウレンジ	<i>Arge similis</i> Vollenhoven [1]
・ハナバチ	
ケブカハナバチ	<i>Anthophora pilipes villosula</i> [1]
ニッポンヒゲナガハナバチ	<i>Tetralonia nippononens</i> [35]
クマバチ	<i>Xylocopa (Alloxyocopa) appendiculata circumvolans</i> [11]
オオマルハナバチ	<i>Bombus (Bombus) sapporensis</i> [7]
クロマルハナバチ	<i>Bombus (Bombus) ignitus</i> [4]
コマルハナバチ	<i>Bombus (Pyrobombus) ardens</i> [6]
ニホンミツバチ	<i>Apis cerana japonica</i> [21]
セイヨウミツバチ	<i>Apis mellifera</i> [3]
バラハキリバチモドキ	<i>Megachile (Megachile) tsurugienensis</i> [1]
双翅目	Diptera [6]
コガシラアブ	sp. Acroceridae sp. [1]
ミバエ	sp. Tephritidae sp. [2]
ニクバエ	sp. Sarcophagidae sp. [1]
未同定	[2]

10分あたりの採集個体数

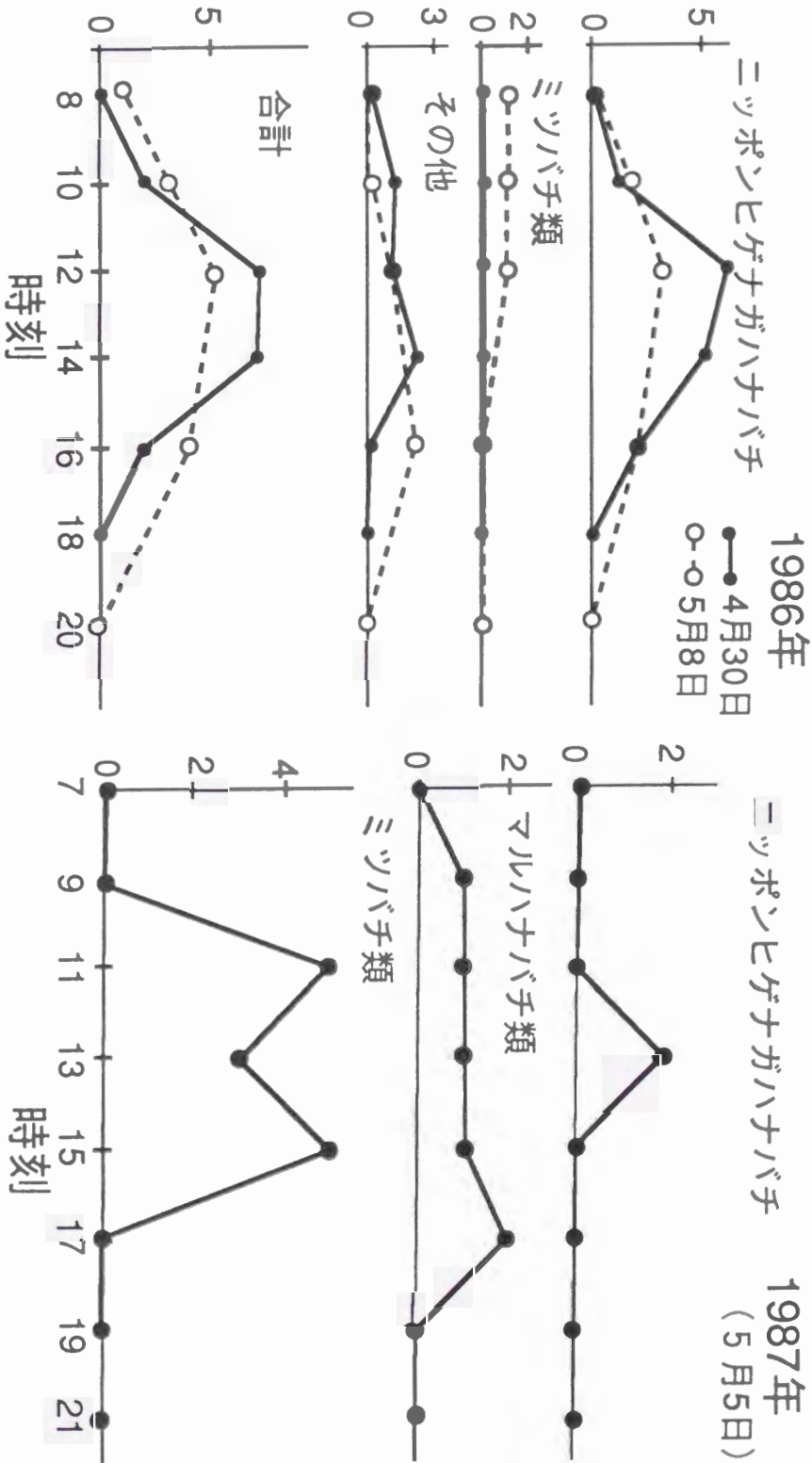


図3-39. ヒラドツツジを訪花する昆虫数の日周パターン。

ヒラドツツジ上で採集した訪花性昆虫の時刻別の採集個体数を分類群ごとにみると図3-39のようになった。マルハナバチ類の訪花のなかった1986年にはニッポンヒゲナガハナバチが10時～16時にかけて訪花し、ほぼニッポンヒゲナガハナバチの訪花頻度が網かけ区と訪花区の花蜜量の差に対応していた。しかし、マルハナバチ類が9時～17時にかけて常に訪花した1987年5月5日にはニッポンヒゲナガハナバチは13時に1個体採集されただけであった。ミツバチ類は1987年のほうが多く訪花したが、その時刻は11～15時の間であった。

花粉の体表への付着は、1986年5月4日から5日の間に採れた全訪花性昆虫（マルハナバチ類7個体、ミツバチ類13個体、ニッポンヒゲナガハナバチ1個体）で確認できた。

（4）考察

・花蜜の分泌様式と開花戦略

ヒラドツツジは花蜜が消費されると花蜜の分泌率を上昇させ、一定時間消費がないと分泌をやめているものと考えられる。採蜜の有無が次の測定時の花蜜量に影響しないと考えて実験計画を立てたため、採蜜に対する反応を統計的に処理することは今回のデータからはできない。しかしながら図3-36からあきらかなように直前に採蜜した花は採蜜しなかった花よりも花蜜量、糖重量ともに多くなった。ヒラドツツジは消費に対する反応がヤブガラシよりはるかに鋭敏であると考えられる。たとえば、1986年5月6日20時に網かけしておいた花には、5月7日13時、 $0.7\mu l$ の花蜜しかなかったが、採蜜後2時間たつと花蜜は $1.7\mu l$ に増加した。単純に分泌だけで考えると5月6日20時から5月7日13時の17時間に $0.7\mu l$ の蜜が分泌され、5月7日13時から同15時の2時間に $1.7\mu l$ の花蜜が分泌されたことになる。これはあまりにも不合理であるから、おそらく消費のなかった17時間の間のどこかで花蜜が再吸収されたのであろう。ヤブガラシの場合

には花蜜の再吸収のおこる時刻や花蜜をさかんに分泌する時刻が植物固有の日周性によってある程度決まっていたが（3-2）、ヒラドツツジの場合にはそのような固有の日周性はないようである。19時や7時に採蜜した場合も、その後の4～5時間の間に2 μ l程度の花蜜が分泌された。なお採蜜に反応して花蜜が分泌されるとはいつても、ひとつの花から繰り返し採蜜するとやがて糖度が低下し、ついには花蜜を分泌しなくなった。ひとつの花が分泌できる花蜜の総量には限界があるものと考えられる。

ヤブガラシの場合には2時間前の採蜜の有無が花蜜量に影響しない程度の補償作用がみられたし（3-2）、*Justicia aurea*では2時間前に採蜜したものの方が花蜜量が少なくなる(Corbet & Willmer, 1981)。ヒラドツツジの場合のように直前に採蜜された花の方が花蜜量が多くなるというのはかなり特殊な現象である。ヒラドツツジの消費に対する反応はヤブガラシの場合のように消費分を補うだけにはとどまらず過大に分泌するものである。この過大な補償作用のため、訪花区にもかなりの花蜜があり、網かけ区と訪花区の花蜜量の差は標準誤差の程度以下であったと考えられる（図3-37、3-38）。この結果に対しては2通りの解釈が可能である。ひとつは「訪花区において花蜜が余っている」という解釈で、いまひとつは「網かけしても花蜜がたまらない」という解釈である。おそらく現実にはその両方の効果があるものと考えられる。このツツジの原種が本来自生していた場所ではより多量の花蜜を消費する昆虫が存在しており、それに適応して過大な補償作用が確立したにもかかわらず、その「多量に花蜜を消費する昆虫」が何等かの理由によりあまり訪花しなかったために訪花区の花蜜が余っていると考えられる。さらに網かけして消費のない時間が続くと先にのべたように花蜜は再吸収されてしまうため、網かけした花に花蜜がたまっていなかったと考えられる。

田中(1974)によればヒラドツツジの原種にあたるオオムラサキは基本的にはチョウ媒花であるという。上記の「多量の花蜜を消費する昆虫」としてはアゲハチョウの仲間の大型のチョウが考えられる。アゲハチョウの仲

間は京大周辺でもヒラドツツジに訪花していたが、その頻度はハナバチ類に比べると少なかった。なぜアゲハ類があまり訪花しなかったのかは不明であるが、栽培されているオオムラサキにおける調査でもアゲハよりもハナバチが多く訪花したという（田中，1974）。したがって栽培されているツツジ類にアゲハよりハナバチが多く訪花することはそれほど珍しいことではないようである。

ヒラドツツジの蜜腺はヤブガラシと違って外からは見えないがで容易に反復採蜜できる。キャピラリーによる花蜜の採りやすさだけで、昆虫による花蜜のとりやすさを判断するのは危険であるが、少なくともヒラドツツジの場合、ヤブガラシに比べると形態的に特定の送粉者に適応している傾向はあるものの、ツリフネソウやトチノキに比べると形態的特殊化の程度は低いといえよう。さらに花蜜の分泌様式も特定の送粉者に適応しているとは考えにくい。続けて訪花する昆虫であればどのような時刻に訪花する昆虫であってもヒラドツツジの「過大な補償作用」の恩恵をうける。

なお、1986年の網かけ区の花蜜量をみていると昼間に花蜜が増えるようであるが、1987年には同様のパターンはみられなかった。すなわち再現性のある一定の日周パターンは花蜜分泌においてみられないと考えられる。1986年のパターンはたまたま朝から反復採蜜をはじめた花が多かったために生じたものと考えられる。

ヒラドツツジは形態的にも花蜜分泌様式の点でも特定の送粉者と結び付くことなく多くの昆虫を集めることによって多種の昆虫を送粉者としていると結論できる。これがツツジ類一般の傾向なのかあるいは栽培化された園芸植物ゆえのことなのかは不明である。網かけした花序で結実がみられず訪花区の花序では平均9%結実したことから、ヒラドツツジには自家受粉能力はほとんどなく、訪花区では有効な送粉がおこなわれていると考えられる。

ヒラドツツジの花期は1ヶ月足らずとヤブガラシに比べて短い。トチノキほどではないが（3－4）、かなり短期集中的な開花をしていると考

えられる。このように、短期間に集中的に開花する場合、他の植物との送粉者をめぐる競争はそれほど問題にならず、特定の送粉者に特殊化するとその送粉者が少ない年に送粉効率が激減する危険があるので、多種の昆虫を送粉者とする方が有利と思われる。以上よりヒラドツツジの花は短期間に多くの花を集中的に咲かせて多種の昆虫を送粉者としていると考えられる。

・訪花昆虫群集の構成

採集された105個体中94個体までがハナバチであったことから、本調査地におけるヒラドツツジの花を訪れる主要な訪花性昆虫はハナバチ類であると考えられる。このうち特にニッポンヒゲナガハナバチは長い口吻をもちヒラドツツジの花蜜を利用するのに適応していて、採集個体数も多い。ミツバチ類やクロマルハナバチは形態的には必ずしも適応的とはいえないが、こうした口吻の短いハナバチでも花に潜り込むことで花蜜を利用できる。ヤブガラシと比べてスズメバチ類が訪花していないので全体の種数は少ないが（3-2）、ハナバチ類に限ってみるとヤブガラシよりも多くの種類が訪花している。このことから前節でのべたようにヒラドツツジが特定の送粉者に特殊化することなく多くの昆虫を集め、多種の送粉者を利用していると考えられることができる。

1986年にはなぜかマルハナバチ類はまったく採集されなかった。この原因は、おそらく調査地全体のマルハナバチ類の個体数が減少したためと思われる。マルハナバチ類が訪花しなかった結果、ニッポンヒゲナガハナバチやミツバチ類が比較的早朝からヒラドツツジの花で採集できたのは興味深いことである（図3-39）。1985年には正確な日周性は調べていないもののヒゲナガハナバチやミツバチが採れたのは昼過ぎの暖かいときだけであったし、1987年5月5日の調査ではヒゲナガハナバチは13時のみ、ミツバチは11時以後のみに採集された。これに対してマルハナバチの訪花のなかった1986年にはヒゲナガハナバチは10時から訪花しはじめ、ミツバ

チは1986年5月8日には8時から訪花しはじめた。マルハナバチ類は1987年5月5日の調査では、9時から訪花しはじめたが昼間も同じように採れた。したがって必ずしも早朝に集中訪花するわけではない。

前節でのべたようにこの調査地においてはヒラドツツジの花蜜は基本的には、余っていると考えられる。したがってマルハナバチ類との直接的な競争によってヒゲナガハナバチやミツバチが早朝の時間帯から排除されたとは考えにくい。ヒラドツツジの花蜜は消費に対して敏感に反応する。早朝にマルハナバチ類による消費があればこれに反応して盛んに花蜜が分泌される。その場合には昼過ぎにヒゲナガハナバチやミツバチが訪花した時にはすでにヒラドツツジはさかんに花蜜を分泌していることになる。マルハナバチ不在の場合、ヒゲナガハナバチやミツバチが夜の長い消費なしの時間帯を経て分泌を止めているヒラドツツジへの最初の訪花者になる可能性が高くなる。その場合、その訪花に反応してはじめて花蜜が分泌されることになる。キャピラリーによる採蜜の場合でも、長い間消費のない状態においた花から得られる花蜜は花蜜を採蜜した2～5時間後より少なかった。マルハナバチ不在の場合に比較的早朝から主要なハナバチ類が訪花するのは、そうすることでマルハナバチの消費に反応してヒラドツツジが分泌量を増した場合と同様の花蜜をヒラドツツジから得るためと考えられる。

また、マルハナバチ類が昼間も比較的訪花できるのは基本的に蜜が余っているためである可能性が高い。小型のハナバチに加えて、アゲハ類などが多数訪花してこの種の花の花蜜量を下げれば、マルハナバチ類は昼間にはほとんど訪花できなくなると考えられる。そのようにして、ヒラドツツジのような送粉者を特定しない花でのマルハナバチの頻度が下がれば、2章でおこなったようなクラスター分析でのマルハナバチ媒介植物ギルドの検出力は高くなる。このような花蜜の余っている花が存在することも人的攪乱環境下のひとつの特徴と考えられるが、こうした花の存在も京都大学構内で植物のギルド構造が検出できなかった原因のひとつであろう。

なお、1986年にみられた花蜜量の日周性は再現性のない無意味なものであるから1986年のニッポンヒゲナガハナバチの時刻別採集個体数が網かけ区と訪花区のその時刻ごとの花蜜量の差に対応しているようにみえたのは単なる偶然に他ならない。この事実は1年だけのデータから結論を導く際の危険性を示唆している。ヒラドツツジのように花期の短い花には特に注意が必要であるといえよう。

3-6. まとめ

ヤブガラシ、ツリフネソウ、トチノキはそれぞれに異なるやり方で、その送粉者の花蜜利用効率を上げるように、花蜜を出していた。この点において、2-4 (1) での仮定②「それぞれの植物ギルドの花が提供する資源の存在様式は、訪花昆虫間の資源をめぐる競争において、その送粉者にとりわけ有利な様式である」は満たされているといえよう。時刻の記憶能力を持つニホンミツバチに送粉されるヤブガラシの花蜜は特定の時刻にだけ分泌され、時刻を区別せずに訪花する盗蜜者の採蜜効率は悪かった。また、訪花すれば盗蜜できたと思われるマルハナバチ類のヤブガラシへの訪花は確認できなかった。長い口吻をもつトラマルハナバチに送粉されるツリフネソウは長い距の先から、花蜜を分泌しつづけた。この形態的花蜜保護は他の昆虫の花蜜利用を著しく困難にし、トラマルハナバチがツリフネソウを利用する場合、現実には多種のとの競争は問題にならないと考えられた。トチノキは、花の日齢を区別できるマルハナバチ類に送粉され、最初の3日まで花蜜分泌し、花蜜を分泌しない日齢の花を残すことで下等な盗蜜者を攪乱して相対的にマルハナバチを有利にしていた。

ヒラドツツジは多種の送粉者を利用しているようであったが、その花蜜分泌は予測性の低いものであった。特に、送粉者を特定しない場合はこのような分泌の仕方が少ない花蜜で多くの訪花を受ける上で有効なのかもしれない。蜜源の認識能力の高いマルハナバチやミツバチを誘引する場合

には、上記の3種のような特定の要因（ヤブガラシ：時刻、ツリフネソウ：訪花を受けていない時間の長さ、トチノキ：開花後の日齢）で花蜜量を予測できる予測性の高い花蜜分泌は送粉者誘引に有効と思われる。しかし、相手が不特定多数の場合、ヒラドツツジのように、消費に反応して適当に分泌する方が有利なのであろう。ヒラドツツジは園芸植物であるが、芦生の植物のうち、マルハナバチ媒介植物ギルドに入らなかった植物の中には、こうした花蜜分泌をして多種の送粉を受ける植物があると思われる。

京大構内で調べたヒラドツツジでは花蜜は余り気味で、訪花区と網かけ区で花蜜量にあまり差がなかったが、芦生でしらべたトチノキやツリフネソウでは訪花区の花蜜はほぼ完全に消費されていた。また、トチノキでは訪花性昆虫の種間競争を示唆するいくつかの結果が見られ、ツリフネソウでのトラマルハナバチの訪花日周性はその種内競争を示唆していた。これらの事実から、2-4（1）でおいた仮定③「花上の訪花昆虫群集にしめる送粉者の比率が資源をめぐる競争の結果、他の昆虫に比べて著しく高まって、特徴的な昆虫ギルドを形成する」は、原生林内では成立するが、京大構内のような環境では必ずしも成立しないと考えられる。

第4章 花蜜をめぐる訪花昆虫間の競争モデル

4-1. はじめに

ここまでの章では、資源をめぐる競争というものをきわめて漠然と考えてきた。より総合的な考察に入る前に「競争」というものを正確に定義しておかなければ、混乱を呼ぶであろう。花蜜をめぐる競争が少なくとも原生林内ではあるというのが、前章までのひとつの結論である。このことは、訪花昆虫群集の構成を決める至近要因が餌資源をめぐる競争であるという1章の仮説を支持している。それだけに、現実には、どのような「競争」を考えればよいがをはっきりさせる必要がある。。

「競争」という言葉から受ける印象は、人によって異なるであろう。しかし、一般には、直接に出会って争う「干渉型」競争が、まず頭に浮かぶであろう。ところが、一個の花に同時に複数種の昆虫が訪れて、花を取りあって争うことなどは、日本の原生林では、まず、観察されない。すなわち、本論文で考えるべき競争は、干渉型の競争とは異なる。ここでいう競争は、直接的な闘争をおこなうことなく、同じ花蜜という資源を利用することによって、間接的に起こる、いわば、「消費型」競争である。

また、競争の結果として、地域個体群の密度が相補的に変化するような場合がしばしば注目されることがある。これまでの章で述べてきたように、個々の花の上での資源量はただちにその花への訪花頻度に影響するが、それが、個々の昆虫の地域個体群にどのような影響を及ぼすかは疑問である。本論文で、扱っているのは、花の上で見た訪花頻度であるから、ここから地域全体の個体群を語ることは危険である。したがって、原則的には、花への訪花頻度の問題にのみ注目して考えるべきである。

ここには様々な要因がからむので、これを言葉だけで説明すると多くの誤解をうむ恐れがある。そこで、本章では、簡単な数理モデルを作成して、その概念を説明することにする。このモデル作成の目的はあくまでも概念的な整理であって、訪花頻度のダイナミクスを定量的に予測すること

ではない。そのために極度に単純化したので、原則として定性的な議論にしか使用すべきでない。

4-2. モデルの前提と一般式

モデルの前提として、花蜜を分泌するひとつの蜜源植物を考える。このひとつの蜜源を複数種の昆虫が利用するとする。それぞれの種の昆虫が、蜜源に訪花する頻度の時間変化率は、蜜源からその昆虫がえられる純益とその種の訪花頻度に比例すると考える。種*i*の昆虫が各時点において蜜源からえられる純益は、種*i*の訪花頻度 X_i と花蜜中の糖重量 S の関数であって、直接的には他種の昆虫の訪花頻度によらないと仮定する。すなわち、

$$\frac{dX_i}{dt} = f(X_i, S) \quad \dots \dots \quad (\text{式 4-1})$$

花蜜中の糖重量 S は花蜜の分泌 k によって増し（再吸収時には負の値をとる、一般には時間や糖重量の関数）、各種昆虫の消費 Y_i の総和によって減少すると仮定する。花蜜量の変化には蒸散の効果も影響し、話が複雑になるのでここでは糖重量の変化に注目することにする。すなわち、

$$\frac{dS}{dt} = k - \sum_i Y_i \quad \dots \dots \dots \quad (\text{式 4-2})$$

式 4-1 の右辺の関数系を決めるためには、訪花昆虫側のコストを仮定しなければならない。簡略化のために、各昆虫は巣場所と蜜源の間を往復すると仮定し、3通りのコストだけを考えることにする。まず、訪花頻度に関係ないコスト $C_{c,i}$ を第1に考える。これは、ミツバチのような社会性昆虫ではコロニー維持のための基礎コストを示し、単独性の昆虫では、卵巣成熟や巣づくりなどの訪花行動とは無関係なことのために必要なコストであって、大きな巣をもつ昆虫ほど大きいと考える。第2に訪花頻度に比例するコスト $C_{f,i}$ を考える。これは、蜜源と巣の間を飛行するのに必要なエネルギーであり、体サイズの大きいほど大きくなると仮定する。第3に体温調節に必要なコスト $C_{t,i}$ を考える。芦生のような冷涼な地域での競争を考える場合、飛行に必要な体温を維持するためのコストが低温時には

かかり、それが、マルハナバチのような北方系の種でとりわけ小さい (Heinrich, 1979) ことは無視しがたい。これらのコストはいずれも負でない定数であると仮定する。花蜜の消費効率を a とすれば、純益は以下の式で現される。

$$aX_i(S - C_{f,i} - C_{t,i}) - C_{c,i} \quad \dots \quad \text{(式 4-3)}$$

式 4-1 の右辺の関数は最初の定義により、式 4-3 で現される純益と訪花頻度 X_i に比例定数 b をかけることによって定義できるから、この仮定のもとでは式 4-1 は次式のように書き換えられる。

$$\frac{dX_i}{dt} = bX_i(aX_i(S - C_{f,i} - C_{t,i}) - C_{c,i}) \quad \dots \quad \text{(式 4-4)}$$

消費 Y_i に対するもっとも簡単な定義式は式 4-3 からコストの項を除いたものである。すなわち、

$$Y_i = aSX_i \quad \dots \quad \text{(式 4-5)}$$

式 4-5 を式 4-2 に代入することによって次式を得る。

$$\frac{dS}{dt} = k - \sum_i aSX_i \quad \dots \quad \text{(式 4-6)}$$

式 4-4 を複數種についてたてて、式 4-6 と連立させれば、 i 種がひとつの蜜源を利用する場合の競争状態を記述するモデルとなる。このモデルで記述されるような状況が、花蜜をめぐる現実の競争に比較的近いと思われる。式 4-1 より導いた式 4-4 には、当然のことながら他種の訪花頻度は入っていない。すなわち、他種と出会う確率は、この「競争」では、直接的には問題にならない。しかし、糖重量 S は、すべての種の消費によって変化するため、種間で消費をしあうことによって、他種の訪花頻度に影響をおよぼすという形で「競争」することになる。ただし、このモデルで記述されるのは、比較的短期間のひとつの蜜源にたいする訪花頻度の変化にかかわる競争であって、世代を越えた個体群過程や進化過程を考えているわけではない。

また、この方程式系は、初期条件として、競争にかかわるすべての種の昆虫の訪花頻度が正で、花蜜中の糖重量が正であるところから考えるの

が適当である。このモデルでは初期条件で、訪花頻度ゼロの種の訪花頻度は常にゼロである。したがって、このモデルで記述されるのは、一日の最初、花にたまった花蜜に、このモデルとは独立の機構によって決まる頻度で訪花が始まった場合に、それが、どのように変化するかというダイナミクスである。

式4-4においてすべての種で $b = \frac{1}{X_i}$, $C_{f,i} = 0$ であって、式4-6において $k = rS(1 - \frac{S}{K})$ であるとすれば (K は定数で糖重量の飽和上限を示す、 r も定数で最大花蜜分泌速度を表す)、このモデルはShafferら(1979)のモデルと一致する。Shafferらの予測によれば、 K が一定レベルを超えると K が大きいほど平衡状態における糖重量 S が小さくなり、 $C_{f,i}$ の大きい昆虫が競争的に排除されやすくなる。これはこのタイプのモデルの一般的な傾向と思われる。体サイズの大きな昆虫は直接的な闘争には有利だが、このモデルのような仮定のもとでの競争ではその飛行コストの大きさ故に不利になる。

4-3. 花蜜分泌速度一定の場合の平衡解

・花蜜分泌速度について

花蜜の分泌速度 k は、現実には3章で扱ったように花の種によって様々に変化する。ただし、Shafferら(1979)のように $k = rS(1 - \frac{S}{K})$ とおくことは、あまり適当でないように思える。この式は捕食者とその餌の関係を考える場合に、餌個体群の成長によく使われる式である。この式によれば、糖重量がゼロの時には花蜜分泌はゼロになるが、これは明らかに不合理である。

しかし、あまり複雑な式を分泌速度 k に与えると、モデルとしての単純さが失われてしまう。そこで、本章では、もっとも単純な仮定として花蜜分泌速度 k は一定であるとする。また、 a , b ともに一定であると仮定する。

これらの仮定は明らかに不自然であるが、もっとも単純な場合のモデルの性質を知った上で、このモデルで記述される競争一般についての概念的な理解をすることが有用と思われる。なお、「 k は一定である」という仮定はツリフネソウの花蜜の場合には、現実一致する（3-3）。また、トチノキの場合にも、開花後3日目までの花だけを考えれば、現実一致する（3-4）。すなわち、開花後3日目までのトチノキの花を主に利用するマルハナバチやミツバチについてのみ考える場合にはこの仮定は現実的である。

・訪花昆虫1種の場合

話を単純にするために、まずは、1種で蜜源を利用する場合について考える。すなわち、種内競争だけを考えた場合の訪花頻度について考える。この場合、昆虫の種を区別する添字 i は不要になり、先の仮定のもとでは、式4-4より

$$\frac{dX}{dt} = bX(aX(S - C_f - C_t) - C_c) \quad \dots \dots \quad (\text{式4-7})$$

式4-6より

$$\frac{dS}{dt} = k - aSX \quad \dots \dots \quad (\text{式4-8})$$

式4-7と式4-8の2式を連立する微分方程式とすれば、この方程式系が花蜜中の糖重量と訪花頻度の時間変化を示す。この連立微分方程式を解析的に解くことは困難であるが、平衡状態については、容易に予測できる。 $X > 0$ の範囲において、 a, b を正の定数と仮定すれば、式4-7より

$$\frac{dX}{dt} \geq 0 \Leftrightarrow S \geq \frac{k}{aX} \quad \dots \dots \quad (\text{式4-9})$$

式4-8より、

$$\frac{dS}{dt} \geq 0 \Leftrightarrow S \geq \frac{C_c}{aX} + C_f + C_t \quad \dots \dots \quad (\text{式4-10})$$

式4-9と式4-10を S, X 平面上に描けば、ゼロ増加のアイソクラインが描ける（図4-1）。 S, X 平面上で式4-9と式4-8は共に双曲線となる。

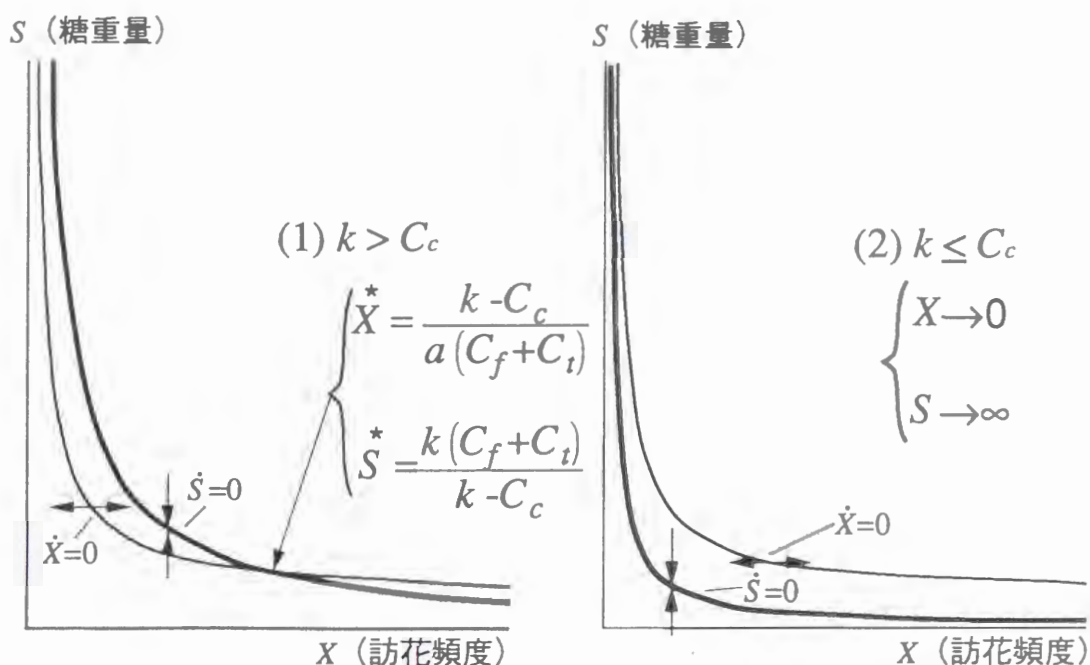


図4-1. 訪花昆虫1種でひとつの蜜源に訪花する場合をモデル化した時の糖重量 S と訪花頻度 X のゼロ増加のアイソクライン。詳細本文。

$k > C_c$ の時、 C_f, C_t が正ならば、二つの双曲線は S, X が正の領域で、1回だけ交差する（図4-1（1））。その交差の仕方からして、この交点が安定平衡点となる。すなわち、初期条件によらず、十分時間がたてば、この交点の座標で示される糖重量と訪花頻度となり、その後は変化しない。この交点の座標 (\dot{X}^*, \dot{S}^*) は、式4-9と式4-10より容易に計算でき、次式のようになる。

$$\dot{X}^* = \frac{k - C_c}{a(C_f + C_t)} \quad \dots \quad (\text{式4-11})$$

$$\dot{S}^* = \frac{k(C_f + C_t)}{k - C_c} \quad \dots \quad (\text{式4-12})$$

式4-11の右辺は k の一次式であり、その係数は、 $\frac{1}{a(C_f + C_t)}$ である。

仮定により、 a, C_f, C_t は正であるから、この係数は正となり、 C_f や C_t が大きいほど小さくなる。すなわち、平衡状態における訪花頻度は蜜源の花蜜

分泌速度が大きいほど、高く（図4-2）、飛行のコストや体温調節コストが大きいほど低いことを意味する。体温調節コストは低温時ほど多くなるから、他の条件が同じならば、平衡状態においては、気温の低いほど、訪花頻度が低くなり、気温の高いほど訪花頻度が高くなる。これは、現実のツリフネソウでのトラマルハナバチの訪花パターンを一致する（3-3）。また、 C_e は負の係数をつけた切片となっているので、訪花頻度に関係なコストが大きいほど、平衡状態の訪花頻度が低いことになる。

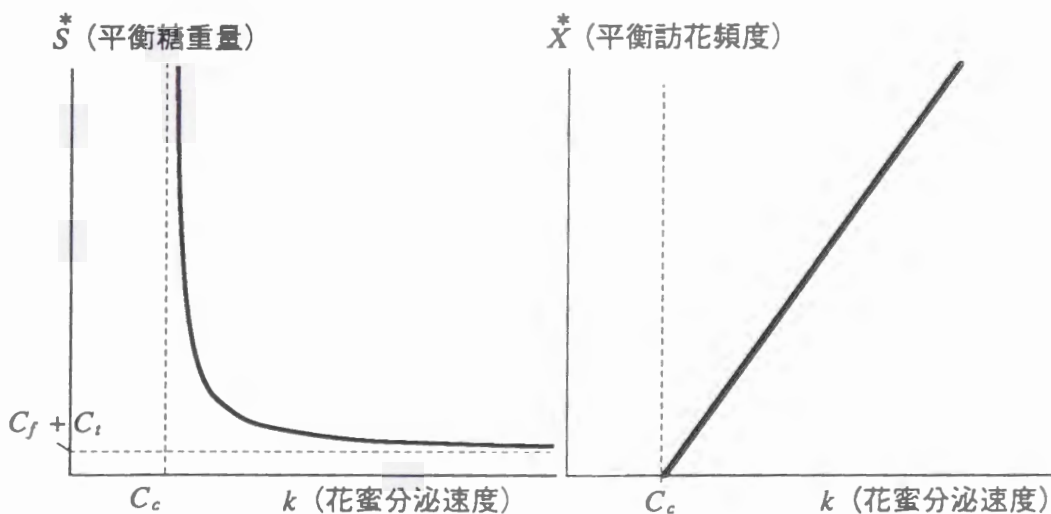


図4-2. 訪花昆虫1種でひとつの蜜源に訪花する場合をモデル化した時の平衡状態における糖重量 S と訪花頻度 X の花蜜分泌速度 k による違い。詳細本文。

式4-12の右辺はコストを表すいずれのパラメータについてもそれが大きいほど大きくなる。すなわち、昆虫側のコストが大きいほど平衡糖重量は小さい。また、この式を k で偏微分すると、 $\frac{-C_e(C_f + C_t)}{(k - C_e)^2} < 0$ となるから、コストが一定の場合、平衡状態の糖重量は花蜜分泌速度が大きいほど小さい（図4-2）。これは、一般の常識に反し、このモデルで記述される競争の大きな特徴である。現実のトチノキにおける木ごとに平均し

た糖重量も（3－4）、傾向としてはこのモデルの予測どおりで、網かけ区の糖重量が多いほど、すなわち、平均花蜜分泌速度が大きいほど、訪花区の糖重量は少ない（図3－24）。

$k \leq C_c$ の時、二つの双曲線は、 S, X が正の領域では交差しない（図4－1（2））。この時、糖重量と訪花頻度には安定な平衡状態はない。時間の経過にともない、 S は無限大に発散し、 X はゼロになる。このことは、花蜜の分泌速度が、訪花と無関係な昆虫のコストを満たすに足りなければ、その蜜源に安定して昆虫が訪花することはできないことを意味している。

・訪花昆虫2種の場合

次に異なるコストのもとに、同じ蜜源を利用している2種間の競争を同様のモデルで記述することにする。上記の種内の競争関係から、容易に次のような一般的な傾向が予測される。 C_c の大きな種ほど平衡状態をもちうる花蜜分泌量の条件がきつくなり、より大きな k のもとでしか、安定的には訪花できない。すなわち、 C_c の大きな種ほど、 k が小さな蜜源では、競争排除されやすい。糖重量 S が $C_f + C_i$ を下回る場合、式4－4の右辺は必ず、負になる。平衡状態の糖重量は、花蜜分泌速度が大きいほど小さい傾向があるので、花蜜分泌速度が大きく、平衡状態の糖重量の小さい蜜源では C_f や C_i の大きな種が競争排除されやすい。すなわち、直接闘争を仮定せず、同一の資源を互いに消費しあう形でのみ競争するこのモデルではコストの小さい種が、コストの大きい種を排除する傾向があるが、コストの種類により、花蜜分泌速度が小さい蜜源で排除される種と花蜜中の平衡糖重量の少ない時に排除される種があるといえる。

話を具体的にするために、マルハナバチ1種対ミツバチ1種の競争を考えることにする。マルハナバチとミツバチは共に真社会性の昆虫であるが、コロニーの大きさは、マルハナバチの方がはるかに小さい。したがって、ミツバチ（*Apis*）を種A、マルハナバチ（*Bombus*）を種Bとすれば、ミツバチのコロニー維持に必要なコスト $C_{c,A}$ はマルハナバチのコロニー維持

に必要なコスト $C_{c,B}$ よりも大きいと仮定できる ($C_{c,A} > C_{c,B}$)。体サイズはマルハナバチの方がはるかに大きいので、飛行に必要なコストはマルハナバチの方が大きいと仮定できる ($C_{f,A} < C_{f,B}$)。ここまでの仮定はShafferら (1979) の仮定と同じである。次に、体温調節コストについての仮定をおかなければならない。このコストは、現実には、気温によって連続的に変化するが、モデルでは、十分に気温が高く体温調節のコストが必要のない高温時と ($C_{t,A} = C_{t,B} = 0$) と北方系の種であるマルハナバチがその高度な体温調節機構によって、ミツバチよりもはるかに少ないコストで体温を調節するために、飛行に必要な両種のコストの差を上回り訪花頻度に比例する採餌コストがマルハナバチの方で少なくなる低温時 ($C_{t,A} \gg C_{t,B}$ で、 $C_{f,A} + C_{t,A} > C_{f,B} + C_{t,B}$) を考える (Heinrich, 1976b, 1979参照)。

この条件のもとで、式4-4と式4-6よりえられる方程式系、

$$\frac{dX_A}{dt} = bX_A(aX_A(S - C_{f,A} - C_{t,A}) - C_{c,A}) \quad \dots \quad (\text{式4-13})$$

$$\frac{dX_B}{dt} = bX_B(aX_B(S - C_{f,B} - C_{t,B}) - C_{c,B}) \quad \dots \quad (\text{式4-14})$$

$$\frac{dS}{dt} = k - aSX_A - aSX_B \quad \dots \quad (\text{式4-15})$$

を連立させた場合、1種の種内競争の場合と同様にゼロ増加のアイソクラインを考えることによって、多くの条件下で平衡状態では1種のみが残ることが分かる (図4-3)。高温時には、 $k < C_{c,A}$ では初期条件によらず、ミツバチはゼロになり、マルハナバチだけの種内競争と同じパターンを示す。すなわち、ミツバチのコロニー維持に必要なエネルギーコストに足る花蜜分泌をしていない蜜源からは、ミツバチは排除されて、マルハナバチだけになる。ミツバチだけが訪花した場合の平衡糖重量が $C_{f,B} + C_{t,B}$ を下回るほどに花蜜分泌速度が大きい場合、すなわち、 $k > \frac{C_{c,A} \times C_{c,B}}{C_{t,B} - C_{t,A}}$ の時には、マルハナバチがこのモデルで示される競争によって排除されて、ミツバチだけになる (式4-12の添字をAとしたものと $C_{f,B} + C_{t,B}$ の不等式をとけば、この条件が得られる)。花蜜分泌速度がこの中間の値をとる場合は

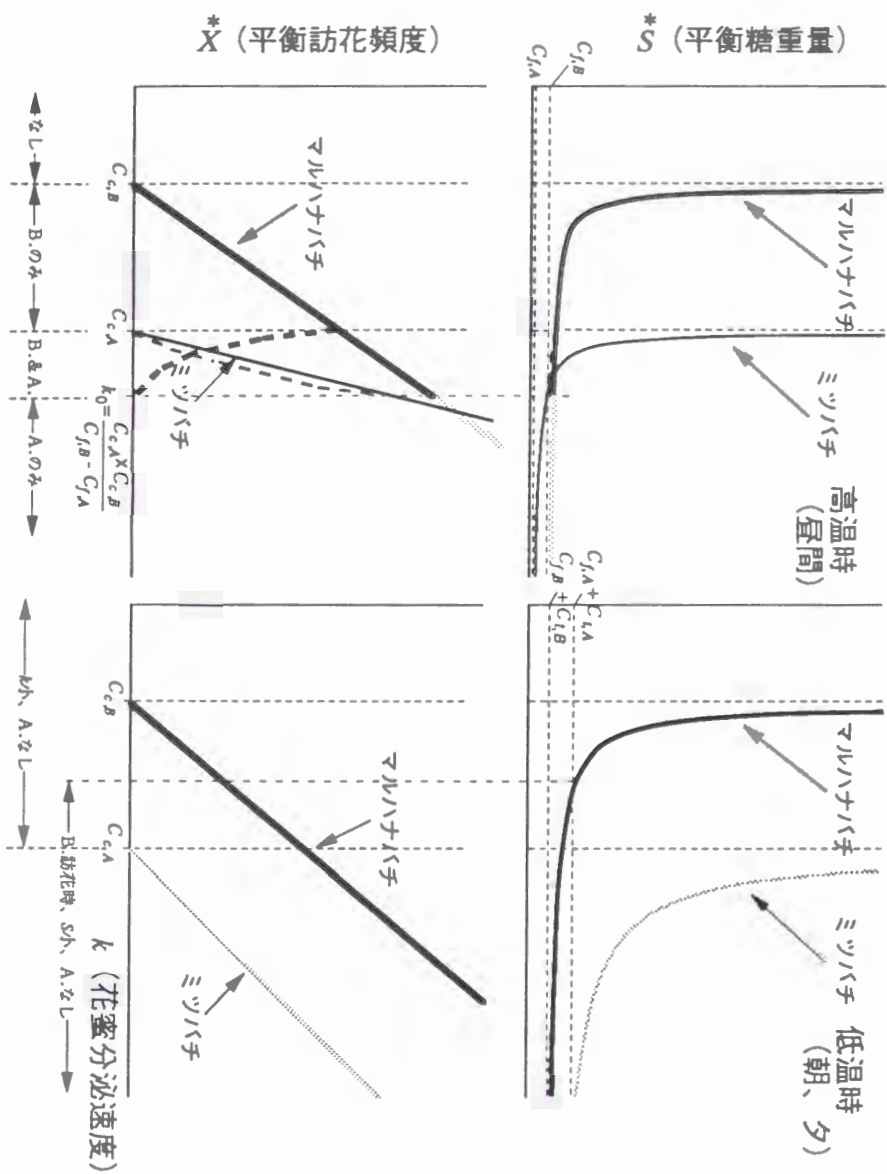


図 4-3. ミツバチ (種A) とマルハナバチ (種B) の競争を考えた場合の平衡状態。単独で訪花する場合の平衡糖重量と平衡訪花頻度は実線のようになる (図 4-2 参照)。競争があると淡い線を書いた部分では淡い線を書いた方の種が常に競争によって排除され、破線を書いた部分では初期条件によって、破線で示した値で共存したり、片方が排除されたりする。詳細本文。

(この状況の場合については、アイソクラインからは平衡状態を予測し難いので数値計算を実験的におこなった)、初期条件によって、両者が共存できる場合と、1種だけになる場合があるが、花蜜分泌速度が大きくなるほどミツバチに有利になる。他方、低温時には、花蜜分泌速度によらず、ミツバチは安定的には訪花できず、マルハナバチだけが訪花する。低温時には、マルハナバチの平衡状態での訪花頻度は花蜜分泌速度の大きい蜜源ほど高い。以上より、花蜜分泌速度の大きい蜜源では、低温時に多数のマルハナバチが訪花し、高温時にはミツバチが訪花することでマルハナバチが消費型競争により排除されると予測される。花蜜分泌速度の比較的小さい蜜源ではミツバチは排除され、マルハナバチは低温時より高温時に多く訪花すると予測される。この関係は現実のトチノキへのマルハナバチとミツバチの訪花パターンと一致する(3-4、図3-31)。

次に、単独性ハナバチ1種対マルハナバチ1種の競争を考えてみよう。単独性ハナバチ、たとえば、ツヤハナバチ(*Ceratina*)を種Cとする。ここでおこなうような定性的議論では、種Cが単独性コハナバチやヒメハナバチ、ヒゲナガハナバチなどと考えても差し支えない。こうした単独性ハナバチでは真社会性のハナバチに比べて、訪花に無関係な基本コストは小さいと考えられるので、 $C_{e,B} > C_{e,C}$ と仮定できる。また、一般にこれらのハナバチはマルハナバチに比べて小型で、低温時の体温調節能力が劣ると思われる(こうしたハナバチの体温調節に関する研究はほとんどない)。上記と同様に考えることにより、 $C_{f,B} > C_{f,C}$ で、かつ、低温時は $C_{t,C} \gg C_{t,B}$ で $C_{f,C} + C_{t,C} > C_{f,B} + C_{t,B}$ 、高温時は両種で体温調節コストがゼロと仮定できる。この仮定のもとに、式4-14、15の添字AをCと置き換えた式と式4-13を連立させ、上記と同様に解析すると、高温時にはマルハナバチが常に排除され、低温時には、単独性ハナバチが常に排除されることになる。

種C対種A、すなわち、たとえば、ツヤハナバチ対ミツバチについても、同様に、このモデルで競争関係を考えることができる。このモデルで仮定

している昆虫の側のすべてのコストは、社会性や体サイズから考えて、ミツバチの方がツヤハナバチよりも大きいと仮定できる。この仮定のもとでは、このモデルで記述される競争で、ミツバチは必ず、ツヤハナバチとの競争によって、蜜源から排除されてしまう。

以上より、花蜜分泌速度が一定の場合の、このモデルが予測する2種間競争の平衡状態についてまとめると、先の予測通り、コストの大きい種ほど排除されやすく、コストの種類によって排除されやすい条件が異なる。低温時には体温調節コスト C_t の大きな種が排除されやすく、花蜜分泌速度の小さな蜜源では、訪花頻度に関係ないコスト C_e が大きな種（たとえば、ミツバチなど）が排除されやすく、花蜜分泌速度が大きく、それゆえ、平衡状態の糖重量が少ない蜜源では、訪花頻度に比例する飛行コスト C_f が大きな種（たとえば、マルハナバチなど）が排除されやすい。このモデルのもとでは、 C_e 、 C_f が共に小さい小型の単独性昆虫は花蜜の分泌速度にかかわらず、他種を競争的に排除しやすい。

種A、種B、種Cについてのコストに関するパラメータの大小関係が、上記の不等式を満たしていれば、平衡状態に関する定性的予測は変わらない。したがって、この議論は、必ずしも、マルハナバチ、ミツバチ、ツヤハナバチを考える必要はなく、抽象的に上記の不等式を満たすコストをもつ種A、種B、種Cの3種の中の2種が競争した場合の議論と考えても差し支えない。すなわち、一般に種Aのように大きな C_e と小さな C_f をもつ種は、花蜜分泌速度の高い蜜源で有利であり、種Bのように小さな C_e と大きな C_f をもつ種は花蜜分泌速度の低い蜜源で有利である。このような条件の種Aと種Bが競争すると、種Bは生産性の低い蜜源に追いやられる。 C_e と C_f がともに小さい種Cは種Aや種Bを消費型競争で排除できる。同様に、体温調節コストの小さい種Bは低温時には種Aや種Cを排除できる。ただし、現実には、種間のコストの差がどれくらいあるかで、平衡に達する時間が異なる。コストの差がきわめて小さい場合には、平衡状態に達する前に気温などの条件が変化して、体温調節コストが変化することもありうる。

4-4. 考察

この章であつかったモデル、とりわけ前節であつかった非現実的なまでに単純化をしたモデルは、定性的な概念モデルで、定量的に訪花頻度のダイナミクスを予測するものではない。たとえば、 C_c などのパラメーターも現実には定量することは困難である。しかし、こうしたシンプルな概念モデルは、その構造が理解しやすく、言葉による説明の曖昧さを排除することによって、議論を正確にする優れた効用をもつ。この概念モデルの予測を3章で示した現実の花蜜分泌様式や2章で示した訪花昆虫群集の実体と見比べて考察すれば、訪花昆虫群集の構成機構や植物の送粉戦略がより理解しやすくなる。

ミツバチのみを送粉者として利用する植物の場合、マルハナバチやツヤハナバチに花蜜をとられることは、盗蜜を意味し、適応的に望ましくないと考えられる。しかし、4-3の仮定のもとでは、早朝や夕方の低温時にはミツバチ（種A）はマルハナバチ（種B）との競争で排除されてしまう。また、昼間の高温時にはミツバチはツヤハナバチ（種C）との競争で排除されてしまう。

現実には、3-2で示したヤブガラシのようにミツバチのみを送粉者として利用する植物の花蜜は時刻によって分泌速度が異なり、しばしば、再吸収される。このため、花蜜分泌速度一定を仮定した場合には、常に競争的に排除される危険性の高い送粉者が、特定の時刻に安定的に訪花し、送粉できると考えられる。ヤブガラシは、種Bが種Aを排除できる早朝と夕方の低温時には、花蜜がほとんど花上になくなるように、17時以降、急速に花蜜を再吸収し、夜間は分泌しない。また、13時にも花蜜が少なくなるように、花蜜分泌を調節しているが、この昼間の蜜量変化にうまく同調できるミツバチは、他の昆虫に比べて利用効率（モデルのパラメーター a や b ）が高く、利用効率一定を仮定したモデルの場合よりも競争上有利であると考えられる。

マルハナバチのみを送粉者として利用する植物の場合、ミツバチやツヤハナバチに花蜜をとられることは、盗蜜を意味し、適応的に望ましくないと考えられる。しかし、4-3の仮定のもとでは、ミツバチとの競争があると、マルハナバチは、低温時や花蜜分泌速度の低い蜜源に追いやられてしまう。ツヤハナバチとの競争がある場合には、低温時に追いやられてしまい、高温時には花蜜分泌速度にかかわらず、安定的には訪花できない。

現実には、完全に1種のマルハナバチのみを送粉に利用しているツリフネソウでは、花蜜が距の奥深く隠されており、ミツバチやツヤハナバチに利用されることはほとんどない(3-3)。すなわち、こうしたハナバチにおけるパラメータ a は、ほとんどゼロである。距をかみきる盗蜜者が、ツリフネソウの距に穴をあけた場合には、ミツバチなどにもツリフネソウの花蜜を利用可能であるが、現実にはそのような事例はまれである。それゆえ、ツリフネソウの送粉者であるトラマルハナバチには、ミツバチなどとの競争がほとんど問題にならず、4-3での「1種でひとつの蜜源を利用した場合の予測」に近い訪花パターンを示したと考えられる(図3-16)。

トチノキの場合には、ツヤハナバチなどの種Cに相当する昆虫は花蜜を生産していない開花後4日以降の花にも訪花したが、マルハナバチとミツバチはほぼ単調に花蜜を分泌している3日目までの花に集中的に訪花した(3-4)。こうした花蜜分泌パターンと日齢識別能力の差が種Cに相当する昆虫による種Aや種Bの昆虫の排除を防いでいるものと考えられる。ミツバチとマルハナバチの訪花パターンはすでに述べたように(4-3)、種Aと種Bの競争をこのモデルで予測した場合とよく合っている。トチノキの場合、ミツバチはマルハナバチほど効率のよい送粉者ではないが、全くの盗蜜者ではなく、多少の花蜜は運ぶようであった。

送粉者を特定している植物は、一般に種Aや種Bにあたる昆虫を送粉者としている傾向がある。これは、コストの大きい種ほど効率よく採餌するための形質を発達させており、それが送粉者としても適当なためと考えら

れる。たとえば、速く遠くへ飛べる高い飛翔能力を持つ方が、効率よく採餌できるが、これは送粉者としても適当な形質である。また、同じ種類の花へ連続して訪花する方が花の扱いに慣れて、採餌効率が上がるが、このために生じる訪花一貫性も送粉者として適当な形質である（Heinrich, 1979 参照）。

ところが、利用効率一定、花蜜分泌速度一定を仮定した競争モデルでは、送粉者としているコロニー維持コストの大きい種Aや飛行コストの大きい種Bは、両コストの小さい種Cに排除されやすい。現実には、種Cの利用効率を下げるために、花蜜のない時間帯を作ったり（ヤブガラシ）、距の先端に蜜を隠したり（ツリフネソウ）、花蜜のない日齢の花をつけたり（トチノキ）していると考えられる。また、花蜜分泌速度が一定でない効果も送粉者が訪花昆虫群集にしめる比率を高めるのに役立っているようである。

ヒラドツツジの花蜜は分泌速度が消費に反応するかのように変化した。がこれも、送粉効率の低い種Cばかりにならないためには、ある程度効果がある。京大構内のような本来の自生地でないために、比較的、花蜜が余っているところでは、ミツバチやマルハナバチもかなり訪花していた。ただし、一般に送粉者を特定していない種ではマルハナバチが少ないことが2章におけるクラスター分けから示唆される。2-4（1）では、「マルハナバチが競争によって排除されている」という可能性を示唆しつつも、疑問視してきた。この章であつかったような競争を考えれば、マルハナバチが、送粉者を特定していない、したがって、種Cの利用効率を下げるような特別の仕組みをもたない植物上では、消費型競争によって排除されるというのは、妥当な考え方であるといえよう。

ところで、「花蜜分泌速度が大きいほど、平衡糖蜜量が少ない」という、一見、常識に反する予測がこのモデルから生じたのはなぜだろうか。訪花がランダムにおこれば、一般的傾向として、花蜜分泌速度が大きいほど、糖重量は多いはずである。また、花蜜分泌速度の異なる複数蜜源が存

在し、そのすべての蜜源に関する情報をすべての訪花昆虫が知っているとすれば（いわゆる「環境全知」）、十分時間がたてば、いわゆる「理想自由分布」となり、花蜜分泌速度によらず糖重量は一定になる（Freewell & Lucas, 1970）。本章のモデルではひとつの蜜源の糖重量のみに反応して、昆虫の訪花頻度が変わると仮定しているから、昆虫は他の蜜源のことをまったく知らないことになる。このため、理想自由分布の場合よりも、生産性のよい蜜源での訪花頻度が高くなり、平衡糖重量が少なくなってしまう。

餌資源をめぐる鳥間の競争を考える場合には理想自由分布の前提である環境全知は、もっともらしい仮定である。しかし、昆虫の場合にはむしろ個々の蜜源から得られる純益に反応して、それぞれの蜜源での訪花頻度を増減すると仮定する方が現実的であろう。ミツバチでは花蜜に関する情報をコロニー内の仲間で交換することが知られているが（Seeley, 1985）、昆虫全体から見るとこうした形質は希であると思われる。マルハナバチでは訪花する花はもっぱら個体主導で決定されている（Heinrich, 1979）。そうした個体主導の訪花行動においては、現在、訪花している花からの純益がもっとも重要な意味をもち、他の蜜源の情報は、かなり制限されたものになっていると考えられる。

本章のモデルの平衡状態において、昆虫の側がどのような状態にあるのかを昆虫個体群との関係で少し考えておこう。平衡状態においてはいうまでもなく、訪花頻度は変化しない。すなわち、式4-4の右辺がゼロになる。各パラメーターが正であるという現実的な条件下で、これが成立するのは式4-3で示される昆虫の純益がゼロの場合に限られる。したがって、平衡状態においては、訪花行動によって、過不足なく、訪花に無関係なコスト C_e にちょうど見合うだけのエネルギーが蜜源から得られていることになる。安定的に C_e に見合うエネルギーを得ることのできる種個体群が、個体群増殖率1になると考えれば、このモデルで示された競争と個体群間の競争の関係が理解しやすい。ただし、現実には昆虫個体群間で、その地域

内個体群密度に影響するような餌資源をめぐる競争が起こっているかどうかは、本論文の扱いうる問題ではない。

本章のモデルでは、昆虫の側は無制限に訪花頻度を上げることができることになっている。すなわち、これは、餌資源をめぐる競争以外の訪花にかかわる条件はすべて理想的なものである場合をあつかったモデルである。現実には、たとえば、1989年のトチノキのように、餌資源をめぐる競争以外の要因でマルハナバチの訪花が制限され、ミツバチの訪花パターンが競争から開放されるような場合もありうる（3－4）。また、訪花頻度の上限を仮定していないこのモデルは、社会性昆虫の集団採餌の利点を過小評価している可能性がある。

第5章 総合考察

マルハナバチが、一般に送粉者として優れているのは、2章や4章で述べたとおりである。それゆえ、マルハナバチのみを送粉者とするような植物が進化する（2-4、3-3）。また、植物間の送粉者をめぐる競争が強く働く場合には、特定種のマルハナバチにのみ送粉される植物ギルドが形成され、同じギルド内の植物は互いに開花期間を違えらる（2-4、Pleasants, 1980）。

送粉者としてすぐれたマルハナバチが、4章で仮定したような消費型競争には弱い事実は、マルハナバチに特殊化した植物ギルドとマルハナバチ類との間の共進化を推進すると思われる（Janzen, 1980参照）。4章で述べたような意味での他種との競争において、マルハナバチが有利になるような資源提供様式を進化させなければ、マルハナバチは他種との競争のために安定的には訪花できない危険性がある。そのための様式としては、ツリフネソウのように形態的な花蜜の保護もあれば（3-3）、トチノキのような花蜜を出さない花による攪乱による場合もある（3-4）。

いずれにせよ、そのような機構をもたない植物上でマルハナバチが4章でのべたように競争的に排除されたために、2章でのべたように地域全体の群集構成をクラスター分けするのにマルハナバチが重要になったものと考えられる。マルハナバチ以外の社会性のハナバチ、たとえば、ミツバチや一部のコハナバチも、同様に、送粉者として優れ、一部の植物はもっぱらこれらに送粉されていると考えられるが（3-2）、こうした植物ではマルハナバチは盗蜜者であり、その訪花はまれである。2章の全体的な群集調査ではこうした植物はギルドとしては分離できなかったが、これは、採集した時刻を区別せずに解析したためと考えられる。

クラスター分けの結果から送粉者を論じる際に3つの仮定をおいた（2-4（1））。すなわち、①植物は、送粉者をめぐる競争の結果、利用する送粉者ごとの植物ギルドに分かれている。②それぞれの植物ギルドの花が提供する資源の存在様式は、訪花昆虫間の資源をめぐる競争におい

て、その送粉者にとりわけ有利な様式である。③その花上の訪花昆虫群集にしめる送粉者の比率が資源をめぐる競争の結果、他の昆虫に比べて著しく高まって、特徴的な昆虫ギルドを形成する。

このうち、①については、2-4で考察したとおり、芦生の原生林内では、少なくとも、ミヤママルハナバチ媒介植物ギルドとトラマルハナバチ媒介植物ギルドを他の植物から区別することができる。このうち、ミヤママルハナバチ媒介植物ギルドには複数種のマルハナバチに媒介されるトチノキのような植物も含まれている（3-4）。原生林内の残りの植物には多数種に媒介される不特定媒介植物ギルドと、ヤブガラシのように送粉者を時刻によって特定しているものが含まれていると考えられる。したがって、ひとつの植物ギルドが1種の送粉者を利用するとは限らないが、利用送粉者群ごとにある程度植物のギルド構造があることは、原生林内では確かであろう。こうした構造は、京大構内のような人工植生の多いところでは2-4（3）で論じたように、見いだせない。同様な植物ギルドの構造は、2章でのべた特定の生育形態（高木、つる植物、1年草など）の植物に着目して、その開花の季節変化を訪花昆虫との関係を含めて調査してきた調査でも見いだされる場合が多い（Bawa, 1983; Kochmer & Handel, 1986; Pleasants, 1980; Yumoto, 1986, 1987 他）。したがって、送粉者ごとの植物ギルドの存在は、原生植生においてはかなり普遍的なものと考えてよからう。

仮定②は、3章のデータと4章のモデルから、少なくとも花蜜に関しては、植物は送粉者の花蜜利用効率をあげるように分泌していると考えられる。この視点からの研究はあまりおこなわれていないが、群集生態学と送粉生態学をつなぐ重要な視点である。近年、花蜜分泌量を増やすことが、植物に適応上のコストとなるとの報告が出てきている（Pyke, 1991）。この仮定が成り立つかどうかは植物の進化生態学的立場からも、今後、注目されるべきテーマであると思われる。なお、花粉に関しては、本論文ではまったく扱っていない。花粉に関しては、植物が餌資源としての花粉を提

供するパターンと、雄としての繁殖成功のために花粉を出すパターンの問題が花粉の存在にはかかわってくるため、単純には扱い難い。ただ、3-1で述べたように、昆虫の訪花パターンは、少なくとも、マルハナバチの訪花パターンは、第一義的に花蜜をめぐるエネルギー収支で決まる場合が多い。

植物が送粉者の花蜜の利用効率を上げているとは言っても、その程度は植物の種類によって異なる。ツリフネソウは距をかみきる盗蜜者が訪花しないかぎり、花蜜の90%以上を送粉者であるトラマルハナバチが利用する。ヤブガラシは花蜜分泌時に送粉者の比率が高まるとはいえ、その比率は30~50%の程度であるから、花蜜分泌時に訪花した昆虫が同じように吸蜜しているとすれば、分泌された花蜜の50~70%は盗蜜されている。トチノキでは、ミツバチ類を盗蜜者と考えれば、花蜜分泌速度の高いA型の木では分泌された花蜜の90%以上が盗蜜されている。

しかし、ここで重要なのは、盗蜜される比率ではなく、盗蜜者と送粉者の花蜜をめぐる競争が起こったときに、送粉者が競争排除されないように花蜜が分泌されているということである。マルハナバチに限らず、すぐれた送粉者の多くは花に対する依存度が大きく、訪花にかかわる昆虫側のコストが大きい。それゆえ、4章であつかったような競争関係になった場合には、排除される危険性が高い。

前章までの結果から、芦生原生林においては、それぞれの送粉者ごとの訪花頻度は至近的には競争で決まることが多いと考えられる。すなわち、仮定③は多くの場合、芦生原生林では成立していると考えられる。ただし、4-1や4-4で注意したようにこれはあくまでも競争が訪花頻度の関係におよぼす影響があるということであって、地域群集全体にしめる各種の構成比が餌資源で決まることを意味しているわけではない。トチノキの調査で1989年にマルハナバチの数が減少したが（3-4）、これは各マルハナバチ個体群の密度の低下を反映している可能性が高い。その原因は不明だが、餌資源の問題よりも、早春の低温のような物理的要因の影響ではな

いだろうか。

前章までの結果からは、個々の植物ギルド上で競争を規定する資源のあり方は植物ギルド対その送粉者ギルドの共進化できまっていると考えるのが適当であろう。2-2の解析や2-4の考察から明らかなように、こうしたギルド構造は系統関係をこえて収斂している可能性が高い。

最初の作業仮説として、「訪花昆虫群集は、至近的には、餌資源をめぐる競争と花上の餌資源の存在様式で、その群集構成が規定され、花上の餌資源の存在様式は、究極的には植物の送粉戦略と昆虫の採餌戦略の共進化によって決まっている」とした。結論として、花上の餌資源として第一に研究すべき花蜜に注目するかぎり、花の上で見た訪花頻度で示される群集構造については、4章のモデルで示される競争と3章で示されたような存在様式で規定されており、作業仮説の前半は正しいと考えられる。花粉資源については今後の研究を要するところである。また、3章で示されたような花蜜の存在様式は植物ギルドとその送粉者ギルドの共進化によって決まっていると考えられるのが適当と思われる。特に、4章での種Aや種Bは単純な花蜜分泌をおこなうと種Cに排除されがちだが、送粉者としての一般的特性が優れているため、これらに特殊化した植物ギルドがあり、そのギルドの植物はそれぞれに送粉者の花蜜利用効率をあげて、種Cに送粉者が排除されないようにしている。一方で、送粉者を特定しない植物ギルドもあり、そうした植物上では種Cのような昆虫の比率がふえて、マルハナバチなどが減ると、4章のモデルから考えられる。これは、2章のクラスター分析の結果をよく反映している。地域全体のそれぞれの種個体群の密度にかかわる群集構造を論じるにはさらに多くの情報が必要であると考えられる。

要約

本研究の目的は、訪花昆虫の群集構成がどのように決まるかを調べることにある。群集構成決定機構は、生態学の重要課題である。この論文は、訪花昆虫においては、至近的には、昆虫の餌資源をめぐる競争と花上の餌資源の存在様式が群集の構成を規定し、花上の餌資源の存在様式は、究極的には植物の送粉戦略と昆虫の採餌戦略の共進化によって決まっているとの作業仮説に基づいている。

群集構成決定機構を考えるに先立ち、野外の訪花昆虫群集の構成の実態を明らかにするため、花の種別、ないしは科別にみた訪花昆虫群集間の類似性に着目して、群集解析をおこなった。このための調査は二地域でおこなった。ひとつは芦生演習林の上谷である。いま、ひとつは、京都大学の北部構内にある演習林本部試験地、理学部植物園ならびに京都大学に隣接する吉田山である。両地域において、訪花昆虫の採集時には、その種類を一切区別せず、一定のコース上で訪花を確認したものはすべて花の種を区別して採集した。

芦生の群集は膜翅目マルハナバチ亜科のミヤママルハナバチとトラマルハナバチの多少によって、3つのクラスターに分けることができた。すなわち、ミヤママルハナバチの多く訪花する花と、トラマルハナバチが多く訪花する花と、その他の花に分けることができた。京大構内の群集では分類レベルによって群集構造を分けるのに重要な要因が異なり、群集構造がよく分からなかった。マルハナバチは一般に個体としての訪花一貫性が高い、優れた送粉者であると考えられている。おそらく、芦生の原生林では、マルハナバチと植物の間の共進化がおこり、一部の種の植物が特定のマルハナバチだけを送粉者とするように、特殊化したのであろう。京大構内でも同様の共進化が起こった可能性はあるが、人的攪乱がこうした関係を不明瞭なものにしている可能性が高い。

マルハナバチは、花粉も採集するが花粉はもっぱら幼虫を育てるのに使われ、成虫の活動エネルギーは花蜜に依存している。したがって、その訪花活動は、第一に花蜜をめぐる競争によって規定される可能性が高い。また、花蜜は定量的測定が容易な資源でもある。そこで、送粉者タイプの異なる4種の花で、花蜜の分泌様式に注目し、それにとりもな餌資源としての花蜜の存在様式がどのように訪花昆虫群集の構成を決めるのかを調べた。さらに、送粉者と盗蜜者を区別することで、花蜜分泌の時期や場所の進化的背景を送粉生態学的に考察した。

マルハナバチが送粉に関与しないヤブガラシの花は皿状花で蜜腺が露出する。蜜量は開花後の時間によらず11時と15時にピークをもち、夜間と正午には花蜜がなくなった。多種の訪花昆虫のうち有効な送粉者であるニホンミツバチは花蜜が分泌されている時間帯に集中的に訪花した。他の昆虫はより効率の悪い訪花をした。

トラマルハナバチ1種で送粉されるツリフネソウの花はのど状花で、先が渦巻き状になった長い距の先に花蜜が貯蔵される。この形態に適応した口器をもつトラマルハナバチだけが花蜜を有効に利用できた。

複数種のマルハナバチに送粉され、ミヤママルハナバチが多く採集されたトチノキは8日間開花しているが花蜜は最初の3日間だけ分泌していた。ヤブガラシのような花蜜生産の日周性はみられなかった。主な吸蜜性昆虫は、マルハナバチ4種とミツバチ2

種である。マルハナバチは、ミツバチとの競争をさけて、早朝や花蜜の生産性の低い木に訪花する傾向がみられた。送粉者であるマルハナバチとミツバチは、開花後3日目までの花蜜を分泌している花を識別して訪花するが、盗蜜者はこの識別ができないため、花蜜を出さない開花後4日目以後の花は盗蜜者を攪乱するのに役立っているようである。

マルハナバチを含む多種の昆虫に送粉されると考えられるヒラドツツジの花は漏斗状で蜜腺は外からは見えない。ヒラドツツジは消費がない場合はほとんど花蜜を分泌しないが、消費がおこるとそれに反応して分泌が活発になる。アミカケ区と訪花区の存在花蜜量には、あまり差がなかった。時刻や開花後の日齢は花蜜分泌には、無関係で消費がおこったあと分泌する時間も一定でない。予測の困難な花蜜分泌をおこなっていると考えられる。花の構造上、多種の訪花昆虫のほとんどが、花粉を花から送り出すのには役立っていると考えられる。

以上のように、送粉者を限定している植物では、盗蜜者の利用効率が落ちるような花蜜分泌様式がとられている。他方、送粉者をとくに限定していない植物もあり、春先の気候の不安定な時期に短期間開花するような場合にはこのほうが有利である。こうした植物ではヒラドツツジに見られたような不規則な花蜜分泌が有利と考えられる。

花蜜分泌とそれをめぐる訪花昆虫間の競争には様々な要因がからむため、抽象的な文章だけで語ると前提となる仮定が不明瞭となり、様々な誤解を産む。花蜜をめぐる訪花昆虫間の競争は干渉型の競争ではなく、消費型の競争であると考えられる。この点を明瞭にし、競争による群集構成の決定機構を理解しやすくするために、数理モデルを作成した。このモデルでは、訪花昆虫側に、3つのコストを仮定した。その3つのコストは、飛行コスト C_f と体温調節コスト C_t 、訪花頻度に無関係なコストとして C_e 。(同一コロニー内の内役蜂のためのエネルギーや次世代を育てるためのエネルギーの総和の時間平均)である。

一般に、このような消費型競争モデルでは昆虫側のコストが大きいほど、競争に不利になる。 C_f が大きいほど平衡状態の糖重量が少ないときに不利で、 C_t が大きいほど低温時に不利で、 C_e が大きいほど花蜜の分泌速度が小さいときに不利になる。なお、 C_f は、体重にほぼ比例すると考えられる。 C_t は、マルハナバチのような北方系の種では小さく、ミツバチのような南方系の種では大きいと考えられる。 C_e はミツバチのような高次真社会性の昆虫では大きく、ツヤハナバチのような単独性の昆虫では小さいと考えられる。

また、本論文で作成したモデルでは、花蜜分泌速度が大きいほど、平衡状態の糖重量が少なくなる。このため、マルハナバチとミツバチの競争をこのモデルの基で考えると、花蜜分泌速度の大きい蜜源では、糖重量が少なくなるため、 C_f が大きいマルハナバチに不利で、花蜜分泌速度が小さい蜜源では逆に C_e が大きいミツバチに不利になる。また、低温時には C_t が大きいミツバチに不利になる。この傾向は現実のトチノキへのミツバチとマルハナバチの訪花パターンによく似ている。

このモデルで考えているようなコストは、優れた送粉者として知られるミツバチやマルハナバチで高いため、こうした送粉者がこれらのコストの小さい種とこのモデルで仮定されたような単純な条件の基で競争した場合には、こうした送粉者の側が競争に不利なため、安定的には訪花できないと予測される。すなわち、マルハナバチなどの優れた送粉者は消費型競争には弱いと考えらる。現実には、こうした送粉者にもつばら送粉

される植物はすでに述べたように様々な花蜜分泌様式で盗蜜者の利用効率を下げ、送粉者の利用効率を上げることで、こうした送粉者の安定訪花を受けていると考えられる。逆に、マルハナバチのような消費型競争に弱い種が、送粉者を特定していない花では、競争的に排除されやすいため、原生林で花の種ごとの訪花昆虫群集をクラスター分析するとマルハナバチの多少がクラスター分けの重要な要因になったと考えられる。

謝 辞

京都大学農学部昆虫学研究室の久野英二教授には、本研究に対し、終始、懇切な御指導を賜るとともに、この拙文の全てに目をとおしていただきました。また、同研究室の皆様には本論文の作成にあたり大変お世話になりました。高藤晃雄先生、大崎直太先生、西田隆義先生からは多くの貴重な御助言を賜りました。また、同研究室の学生諸氏には論文作成を快く手伝っていただきました。ここに、心からの謝辞を述べます。

京都大学ポリネーターゼミの皆様には本研究をおこなうにさいし、様々な形で、お世話になりました。特に、京都大学生態学研究センターの井上民二教授には研究を進める上で多くの有益な御助言を賜るとともに、この拙文の原稿に目をとおしていただき不明瞭な点をなおしていただきました。私がポリネーターゼミに入る以前にポリネーターゼミで活躍され、その礎を築かれた香川大学農学部の市野隆雄先生と岐阜県農業総合研究センターの市橋秀幸氏には多くの学ぶべきものがありました。また、京都大学総合人間学部の加藤真先生からは、その豊富な博物学的知識に裏打ちされた貴重なご意見を賜りました。須賀丈氏や村松秀行氏には標本の整理等で大変お世話になりました。ここに心から御礼申し上げます。

さらに、多量の標本の同定をこころよく引き受けてくださった羽田義任先生、田埜正先生、鹿児島大学理学部の山根正気先生、島根大学農学部の前田泰生先生、九州大学農学部の多田内修先生、鹿児島女子短期大学の幾留秀一先生、神戸大学農学部の内藤親彦先生、北海道大学低温科学研究所の坂上昭一先生に、深く感謝いたします。

参考文献

- Ågren, J., T. Elmquist, and A. Tunlid (1986) Pollination by deceit, floral sex ratio and seed set in dioecious *Rubus chamaemourus* L. *Oecologia* **70**:332-338.
- Bawa, K. S. (1983) Patterns of flowering in tropical plants. in C. E. Jones and R. J. Little (eds.) *Handbook of experimental pollination biology*, Scientific and Academic Editions, New York.
- Beutler, R. (1953) Nectar. *Bee World* **34**:106-116, 128-136, 156-162.
- César, A. D., R. Dirzo and S. H. Bullock (1989) On the function of floral nectar in *Croton suberosus* (Euphorbiaceae). *Oikos* **56**:109-114.
- Corbet, S. A. (1978a) Bee and the nectar of *Echium vulgare*. in A. J. Richards (ed.) *The pollination of flower by insects*, Springer, Berlin.
- Corbet, S. A. (1978b) Bee visits and the nectar of *Echium vulgare* L. and *Sinapis alba* L. *Ecological Entomology* **3**:25-37.
- Corbet, S. A., D. M. Unwin and O. E. Prys-Jones (1979) Humidity, nectar and insect visit to flowers, with special reference to *Crataegus*, *Tilia* and *Echium*. *Ecological Entomology* **4**:9-22.
- Corbet, S. A. and P. G. Willmer (1981) The nectar of *Justicia* and *Columnea*: Composition and concentration in a humid tropical climate. *Oecologia* **51**:412-418.
- Diamond, J. M. (1975) Assembly of species communities. pp.342-444. In Cody, M. L. and Diamond, J. M. (eds.) *Ecology and Evolution of Communities*. Belknap, Cambridge, Mass.
- Elton, C. (1927) *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson, London.
- Feinsinger, P. (1983) Coevolution and Pollination. in D. J. Futuyma and M. Slatkin (eds.) *Coevolution*, Sinauer, Sunderland, Mass.
- Feinsinger, P. (1987) Effects of plant species on each other's pollination: Is community structure influenced? *Trend Evol. Ecol.* **2**:123-126.

- Frankie, G. W., P. A. Opler and K. S. Bawa (1976) Foraging behaviour of solitary bees: implications for outcrossing of a neotropical forest tree species. *The Journal of Ecology* **64**:1049-1057.
- Frankie, G. W. and W. A. Harver (1983) Why bees move among massflowering neotropical trees. in C. E. Jones and R. J. Little (eds.) *Handbook of experimental pollination biology*, Scientific and Academic Editions, New York.
- Freewell, S. D. and H. L. Lucas (1970) On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* **19**: 16-36.
- 浜川秀正 (1986) ツタの花における蜜蜂（西洋蜂と日本蜂）の採餌行動に関する二三の観察. 『月刊ミツバチ』 **21(4)**:106-110.
- Harder L. P. (1982) Measurement and estimation of functional proboscis length in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). *Can. J. Zool.* **60**:1073-1079.
- Heinrich, B. and P. H. Raven (1972) Energetics and pollination ecology. *Science* **176**:597-602.
- Heinrich, B. (1976a) Flowering phenologies: bog, woodland, and disturbed habitats. *Ecology* **57**: 890-899.
- Heinrich, B. (1976b) Resource partitioning among some eusocial insects: Bumblebees. *Ecology* **57**:874-889.
- Heinrich, B. (1979) *Bumblebee economics*, Harvard University Press, Cambridge, Mass. (井上民二監訳「マルハナバチの経済学」1991, 文一総合出版, 東京)
- Heithaus, E.R. (1979) Community structure of Neotropical flower visiting bees and wasps: diversity and phenology. *Ecology* **60**:190-202.
- 平井信二 (1979) 木の事典, かなえ書房, 東京.
- Holm, S. N. (1966) The utilization and management of bumble bees for red clover and alfalfa seed production. *Ann. Rev. Ent.* **11**:155-182.
- Hunter, M. D., Ohgushi, T. and Price, P. W. (1992) *Effects of Resource*

Distribution on Animal-Plant Interactions. Academic Press, San Diego.

Hutchinson, G. E. (1959) Homage to Santa Rosalia, or Why are so many kinds of animals? *Am. Nat.* **93**: 145-159.

Ikudome, S. (1978) A wild bee survey in Kochi Plain (Kochi Pref.) Shikoku, Japan (Hymenoptera, Apoidae). *Kontyu* **46**:512-536.

Inoue T., S. Salmah, I. Abbas and E. Yusuf (1985) Foraging behavior of individual workers and foraging dynamics of colonies of three Sumatran stingless bees. *Res. Pop. Ecol.* **27**:373-392

Inoue T., M. Kato, T. Kakutani, T. Suka and T. Itino (1990) Insect-flower relationship in the temperate deciduous forest of Kibune, Kyoto: An overview of the flowering phenology and the seasonal pattern of insects visits. *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.*, **27**: 377-462.

Inoue T. and M. Kato (1992) Inter- and intraspecific morphological variation in bumblebee species, and competition in flower utilization. In Hunter, M. D., Ohgushi, T. and Price, P. W. (eds) *Effects of Resource Distribution on Animal-Plant Interactions*. pp.393-423. Academic Press, San Diego .

Inouye, D. W. (1977) Resource partitioning in bumblebees. *NY Entomol. Soc.* **85**:253-254

Inouye, D. W. (1978) Resource partition in bumblebees: Experimental studies of foraging behavior. *Ecology* **59**:672-678.

井上民二 (1993)送粉共生系における形質置換.『花に引き寄せられる動物——花と送粉者の共進化』 pp.137-174. (井上民二・加藤真 編, 平凡社)

巖佐庸 (1992) 送粉共生系を進化生態学からみて.『昆虫を誘い寄せる戦略——植物の繁殖と共生』 pp.161-182. (井上健・湯本貴和 編, 平凡社)

James, R. E., B. B. Amos, and J. R. Sullivan (1983) Pollination from two perspectives: the agricultural and biological sciences. in C. E. Jones and

R. J. Little (eds.) *Handbook of experimental pollination biology*, Scientific and Academic Editions, New York.

Janzen, D. H., (1980) When is it coevolution? *Evolution* **34**:611-612

Kakutani, T., T. Inoue and M. Kato (1989) Nectar secretion pattern of the dish-shaped flower, *Cayratia japonica* (Vitaceae), and nectar secretion patterns by insect visitors. *Res. Popul. Ecol.* **31**: 381-400.

Kakutani, T., T. Inoue, M. Kato and H. Ichihashi (1990) Insect-flower relationship in the campus of Kyoto University, Kyoto: An overview of the flowering phenology and the seasonal pattern of insect visits. *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.*, **27**: 465-521.

角谷岳彦 (1990) トチノキ. 『フィールドウォッチング 1』 pp.14-17. (田中肇 編, 北隆館) .

角谷岳彦 (1991a) ヤブガラシ. 『フィールドウォッチング 4』 pp.32-35. (田中肇 編, 北隆館) .

角谷岳彦 (1991b) 花と昆虫のエコロジー④——データベース作成とラベル印字. 日本の生物, **5(2)**: 50-55. 文一総合出版.

角谷岳彦 (1991c) 花と昆虫のエコロジー⑤——基礎データの解析. 日本の生物, **5(4)**: 50-55. 文一総合出版.

角谷岳彦 (1991d) 花と昆虫のエコロジー⑥——花蜜の分泌パターンの測定. 日本の生物, **5(5)**: 52-57. 文一総合出版.

角谷岳彦 (1992) ヤブガラシの花蜜分泌とミツバチの訪花行動. ミツバチ科学, **13**:27-34 .

Kakutani, T., T. Inoue, T. Tezuka and Y. Maeta (1993) Pollination of strawberry by the stingless bee, *Trigona minangkabau* and the honey bee, *Apis mellifera*: an experimental study of fertilization efficiency. *Res. Popul. Ecol.* **35**:95-111.

角谷岳彦 (1993) 植物の花蜜分泌様式と訪花者の利用様式. 『花に引き寄せられる動物——花と送粉者の共進化』 pp.79-102. (井上民二・

加藤真 編, 平凡社)

- Kato, M. (1988) Bumblebee visits to *Impatiens* spp.: Pattern and efficiency. *Oecologia* 76:364-370.
- Kato, M., T. Kakutani, T. Inoue and T. Itino (1990) Insect-flower relationship in the primary forest of Ashu, Kyoto: An overview of the flowering phenology and the seasonal patterns of insect visits. *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.*, 27: 309-375.
- 片山栄助・落合弘典 (1980) マルハナバチ類 (*Bombus* spp.) の巣の見つけ方ととり方. 生物教材 15:45-63.
- Kevan, P. G. and H. G. Baker (1983) Insect as flower visitors and pollinator. *Ann. Rev. Ent.* 28:407-453.
- Kevan, P. G. and H. G. Baker (1984) Insects on flower. in C. B. Huffaker (ed.) *Ecological Entomology*, John Wiley & Sons, New York.
- 北村四郎, 村田源 (1961) 原色日本植物図鑑. 保育社, 東京.
- Kochmer, J. P. and S. N. Handel (1986) Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecol. Monogr.* 56:303-325.
- Kugler H. (1936) Die Ausnutzung der Softmalsunfarbung bie den Roszkastanienbluten druch Bienen und Hummeln. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 60:128-134.
- Kugler H. (1955) [中野治房 訳] 花生態学. 広川書店. 東京.
- Kyoto University Forest. (1987) *Meteorological reports of Research Forests of Kyoto University*. No. 10. (in Japanese).
- MacArthur, R. H. (1972) *Geographical Ecology. Patterns in the Distribution of Species*. Haper and Row New. York.
- Marden, J. H. (1984) Intrapopulation variation in nectar secretion in *Impatiens capensis*. *Oecologia* 63:418-422.
- Martin E. C. and S. E. McGregor (1973) Changing trends in insect pollination of commercial crops. *Ann. Rev. Ent.* 18:207-224.
- Matsumura, T. and M. Munakata (1969) Relative abundance, phenology and

- flower preference of andrenid bees at Hakodateyama, Northern Japan (Hymenoptera; Apoidea). *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool.* **17**:106-126.
- Matsuura, M., S. F. Sakagami and H. Fukuda (1974) A wild bee survey in Kibi (Wakayama Pref.), Southern Japan. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool.* **19**: 422-437.
- May, R.M. (1975) Patterns of species abundance and diversity. in: *Ecology and Evolution of communities* (M.L. Cody and J.M. Diamond eds.) pp. 81-120. Belknap. Cambridge, Massachusetts.
- Michener, C. D. (1974) *The social behaviour of the bees*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Milligan, G. W. (1980) An examination of the effect of six types of error perturbation on fifteen clustering algorithms. *Psychometrika* **45**:325-342.
- Moldenke, A. R. (1976) California pollinator ecology and vegetation types. *Phytologia* **34**:304-361.
- 中野 茂 (1972) 花みつの分泌量--養蜂の生産予測としての--. 畜試年報 **12**:107-119.
- Okamoto, S. (1941) Tree flora of Kyoto University forest, In Ashu, Kyoto. *Bul. Res. Forest Kyoto Univ.* **13**:1-112.
- Park, O. W. (1933) Dudies on the changes in nectar concentration produced by the honeybee, *Apis mellifera*. Part I. Changes which occur between the flower and hive. *Iowa Agriculture and Home Economics Experimental Station Research Bulletin.* **151**:211-243.
- Percival, M. S. (1961) Type of nectar in angiosperms. *New Phytol.* **60**:235-281.
- Pike, G. H. (1991) What does it cost a plant to produce floral nectar ? *Nature* **350**:58-59.
- Pleasants, J. M. (1980) Competition for bumblebee polliators in Rocky mountain plant communities. *Ecology* **61**:1446-1459.

- Pleasants, J. M. (1981) Bumblebee response to variation in nectar availability. *Ecology* **62**:1648-1661.
- Preston, F. W. (1960) The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology* **43**:185-215, 410-432.
- Price, P. W. (1984) Alternative paradigms in community ecology. 353-383. In Price, C. N. Slobodchikoff and W. S. Gaud (eds.) *A New Ecology*. Wiley-Interscience, New York.
- Procter, M. C. F. (1978) Insect pollination syndromes in an evolutionary and ecosystemic context. in A. J. Richards(eds.) *The pollination of flower by insects*, Springer, Berlin.
- Roubik, D. W. (1980) Foraging behavior of competing Africanized honeybees and stingless bees. *Ecology* **61**:836-845.
- Roubik, D. W. (1984) Nectar selection by *Melipona* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) and the ecology of nectar intake by bee colonies in tropical forest. *Oecologia* **61**:1-10.
- Sakagami, S. F. and H. Fukuda (1973) Wild bee survey at the campus of Hokkaido University. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool.* **19**:190-250.
- Sakagami, S. F. and T. Matsumura (1967) Relative abundance, phenology and flower preference of andrenid bees in Sapporo, North Japan (Hymenoptera, Apoidea). *Jap. J. Ecol.* **17**:237-250.
- SAS Institute Inc. (1985) *SAS User's Guide: Statistics, Version 5 Edition*. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- 佐竹義輔, 大井次三朗, 北村四郎, 亙理俊次, 富理俊次, 富成忠夫(1985) 日本の野性植物. 平凡社, 東京.
- Seeley, T. D. (1985) *Honeybee ecology*. Princeton University press, Princeton, New Jersey.
- Shaffer, W. M., D. B. Jensen, D. E. Hobbs, J. G. James, R. T. Todd and M. V. Scaffer (1979) Competition, foraging energetics, and the cost of sociality

in three species of bees. *Ecology* **60**:976-987

清水芳孝, 郷右近勝夫 (1975a) 花蜜の生態学(1) --受粉生態学と花蜜--. 遺伝 **29(4)**:87-92.

清水芳孝, 郷右近勝夫 (1975b) 花蜜の生態学(2) --教材としての花蜜--. 遺伝 **29(5)**:71-76.

Stebbins, G. L. (1974) *Flowering plants. Evolution above the species level*. Belknap press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass. 397pp.

Strong, D. R. Jr. (1983) Natural variability and the manifold mechanisms of ecological communities, *Am. Nat.* **122**: 630-660

田中 肇 (1974) 花と昆虫. 保育社, 東京.

Terence, M. L. and R. C. Plowright (1985) Competition between hummingbird and bumblebees for flowers of *Impatiens biflora*. *Oecologia* **66**:35-32.

塚本洋太郎 (1967) 原色園芸植物図鑑. 保育社, 東京.

Visscher P. K. and T. D. Seeley (1982) Foraging strategy of honeybee colonies in a temperate deciduous forest. *Ecology* **60**:1790-1801.

Ward, J. H. (1963) Hierarchical grouping to optimize an objective function. *J. of the American Statistical Association* **58**:236-244.

Waser, N. M. and L. A. Real (1979) Effective mutualism between sequentially flowering plant species. *Nature* **281**:670-672.

Waser, N. M. and L. A. Real (1979) Effective mutualism between sequentially flowering plant species. *Nature* **281**:670-672.

Watanabe, H. (1960) *An unexplored region of Kyoto: Ashu*. Nakanishiya co. Kyoto. 110pp. (in Japanese)

Willmer P. G. (1980) The effect of insect visitors on nectar constituents in temperate plants. *Oecologia* **47**:270-277.

Yamauchi, K., Y. Murakumo, M. Ogara and S. F. Sakagami (1974) Biofaunistic survey of wild bees in Minami (Gifu Prefecture), Central Japan. *Bull. Fac. Educ. Gifu Univ.* **5**:220-232.

- Yoshimura, K. (1965) Phytosociological studies on the forest vegetation and investigation on the interspecific association of Kyoto University forest, in Ashu, Kyoto. *Bull. Kyoto Unive. Forest.* **37**:125-148. (in Japanese)
- Yumoto, T. (1986) The ecological pollination syndromes of insect-pollinated plants in an alpine meadow. *Ecol. Res.* **1**:83-95.
- Yumoto, T. (1987) Pollination systems in a warm temperate evergreen broad-leaved forest on Yaku Island. *Ecol. Res.* **2**:133-146.
- Yumoto, T. (1989) Pollination ecology in the canopy: two corollaries deduced from the energetics of pollination, In S. Kawano, J. H. Connell and T. Hidaka (eds.) *Evolution and coadaptation in biotic communities*. pp.165-182. Univ. of Tokyo Press. Japan, Tokyo.
- Zimmerman, M. and J. M. Pleasant (1982) Competition among pollinators: Quantification of available resources. *Oikos* **38**:381-383.